
a39015 00009111 9b


THE UNIVERSITY OF MICHIGAN
·LIBRARIES·
THE UNIVERSITY OF MICHIGAN
1817





Série A n° 421
N° d'ordre :
1100

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

Par Henri BOUYGUES.

Préparateur à la Faculté des Sciences de Bordeaux.

PREMIÈRE THÈSE

STRUCTURE, ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT

DE

certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 27 Juin **1902, devant la Commission d'examen.**

MM. Gaston BONNIER....... *Président.*
MUNIER-CHALMAS.... } *Examinateurs.*
J. CHATIN............. }

BORDEAUX

IMPRIMERIE J. DURAND, 20, RUE CONDILLAC

1902

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen............... DARBOUX, *professeur*.... Géométrie supérieure.

Professeur honoraire... Louis TROOST.

Professeurs..........

LIPPMANN..............	Physique.
HAUTEFEUILLE..........	Minéralogie.
BOUTY................	Physique.
APPELL...............	Mécanique rationnelle.
DUCLAUX..............	Chimie biologique.
BOUSSINESQ...........	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
PICARD...............	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
POINCARÉ.............	Astronomie mathématique et mécanique céleste.
YVES DELAGE..........	Zoologie, Anatomie. Physiol. comparée.
GASTON BONNIER.......	Botanique.
DASTRE...............	Physiologie.
DITTE................	Chimie.
MUNIER-CHALMAS.......	Géologie.
GIARD................	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
WOLF.................	Astronomie physique.
KŒNIGS...............	Mécanique physique et expérimentale.
VÉLAIN...............	Géographie physique.
GOURSAT..............	Calcul différentiel et Calcul intégral.
CHATIN...............	Histologie.
PELLAT...............	Physique.
HALLER...............	Chimie organique.
H. MOISSAN...........	Chimie.
JOANNIS..............	Chimie. (Enseignement P. C. N.)
P. JANET.............	Physique. (P. C. N.)
N....................	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée

Professeurs adjoints..

PUISEUX..............	Mécanique et Astronomie.
RIBAN................	Chimie analytique.
RAFFY................	Analyse et Mécanique.
LEDUC................	Physique.
HAUG.................	Géologie.
HADAMARD.............	Calcul différentiel et Calcul intégral.
ANDOYER..............	Astronomie, mathématique et mécanique céleste.

Secrétaire............ GUILLET.

A Monsieur

Henri Devaux

Professeur adjoint à la Faculté des sciences de Bordeaux.

Hommage de vive reconnaissance
et de respectueuse affection.

H. BOUYGUES.

STRUCTURE, ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT

DE

certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones.

INTRODUCTION

Avant d'exposer mes recherches sur l'origine et le développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones, qu'il me soit permis d'adresser à M. le professeur Henri Devaux, dans le laboratoire de qui j'ai effectué les recherches qui font l'objet de ce mémoire, l'expression de ma profonde reconnaissance.

M. Devaux tout en me laissant l'indépendance la plus complète m'a encouragé, conseillé et guidé dans mes travaux avec une entière bienveillance.

Durant les recherches que j'avais entreprises en 1898 sur l'anatomie comparée de la famille des Rosacées, j'avais été particulièrement frappé de la structure anormale que présentent certains pétioles du genre *Alchemilla* appartenant à la tribu des Potériées. Cette partie de la feuille possède en effet des faisceaux très particuliers, de forme circulaire et non en fuseau. Chacun de ces faisceaux, au nombre de trois, a le bois central et le liber périphérique ; il est entouré d'une gaine dont les éléments possèdent des épaississements latéraux lignifiés et sont amylifères.

Il me parut intéressant de rechercher le degré de généralisation de cette forme fasciculaire si spéciale, indiquée déjà par de Bary et Hérail, dans la tige, par Petit et Plitt (1) dans le pétiole et

---

(1) Voir à la fin du Mémoire l'Index bibliographique.

désignée par ces auteurs sous le nom de *faisceaux concentriques*.

J'examinai dans ce but un grand nombre de pétioles, afin d'obtenir un chiffre suffisant d'exemples, qui me permissent d'établir les caractères anatomiques de cette forme particulière. Je fus ainsi conduit à joindre à l'étude des *faisceaux concentriques* celle d'une autre forme particulière, découverte par M. Petit chez les Crucifères et désignée par lui sous le nom de *faisceaux rayonnés*.

Il existe du reste des analogies évidentes entre ces deux formations aberrantes, et, d'autre part, on observe le passage graduel aux faisceaux ordinaires. Je fus ainsi conduit à faire une étude plus étendue, portant sur les affinités qui pouvaient exister entre les trois formes. A cet effet, je n'ai pas étudié seulement l'anatomie comparée, mais j'ai étudié aussi le développement.

Mes travaux étaient déjà bien avancés, lorsque parut la note de M. Gaston Bonnier (1) sur : « La différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige ». Dans cette note, M. Bonnier établit, d'une façon très claire, l'origine et le développement du faisceau fusiforme ; il montre que la différenciation est soumise à des actions de polarité et il précise d'une façon plus générale qu'aucun auteur antérieur, l'existence dès l'origine, de trois régions fondamentales : épiderme, écorce, méristème vasculaire. Je fus d'autant plus heureux de lire cet important travail, qu'il concordait entièrement avec mes observations sur les pétioles très jeunes que j'avais étudiés.

Toutefois, indépendamment du méristème vasculaire normal, décrit par M. Bonnier et qui ne manque jamais, j'ai découvert l'existence d'un deuxième méristème vasculaire qu'on pourrait qualifier d'additionnel, de supplémentaire ou de surnuméraire, bien caractérisé par son origine, par son mode de cloisonnement et par sa différenciation.

C'est grâce à l'activité de ce méristème vasculaire spécial que beaucoup de pétioles ont des faisceaux libéro-ligneux disposés en cercle complet comme dans une tige. L'activité du méristème vasculaire normal de la feuille, pétiole ou limbe, ne donnerait à elle seule qu'un arc ouvert, avec symétrie bi-latérale et monaxile.

---

(1). G. Bonnier, n° 4, b.

J'ai donc été amené à considérer comme anormal tout système libéro-ligneux de la feuille qui n'est pas un arc ouvert. Ce système, qui souvent semble homogène à l'état adulte, est en réalité formé de deux parties : l'une disposée en arc ouvert, normale; l'autre formant plage de fermeture, anormale.

De la sorte mon étude des formations vasculaires anormales du pétiole s'est étendue à trois formations : *les faisceaux de fermeture, les faisceaux rayonnés* et *les faisceaux concentriques*. Chacune de ces études fait l'objet d'un chapitre spécial.

J'ai consacré un quatrième chapitre à résumer l'ensemble des résultats acquis et à essayer d'en déduire quelques lumières sur la notion même du faisceau. J'y ai été particulièrement aidé par mon maître, M. Devaux, qui a bien voulu me communiquer des généralités sur les facteurs du développement et de la différenciation. Il m'a paru d'autant plus important de signaler la part qui revient à mon maître, dans la partie la plus générale de mes conclusions (1) que M. Devaux n'a rien publié à ce sujet.

---

(1) Paragraphes, 19, 20 et 21 des Conclusions générales.

CHAPITRE PREMIER

Faisceaux de fermeture.

Quand on examine, en coupe transversale, la région moyenne du pétiole des plantes phanérogames, et plus particulièrement celle d'un pétiole de Dicotylédone, on est immédiatement frappé de la diversité des formes que peut affecter le système vasculaire. Les faisceaux libéro-ligneux qui le constituent sont le plus souvent disposés suivant un arc largement ouvert du côté de la face supérieure. Mais cet arc n'est pas toujours ouvert. Assez souvent, il rejoint ses bords en haut et se transforme en un anneau complet. Cet anneau, arrondi en cercle ou aplati du côté de la face supérieure, enveloppe une certaine portion du parenchyme général qui, grâce à sa situation, a été comparée à la moelle de la tige (1).

Quel que soit le mode de disposition des faisceaux, ils peuvent être distincts et nettement séparés les uns des autres ou bien rapprochés et unis en un arc ou un anneau continu sillonné par des rayons médullaires d'épaisseur variable.

Un grand nombre de pétioles présentent un système mixte. D'abord ouvert à la base de l'organe, ce système se referme à mesure qu'on se rapproche du limbe et ne tarde pas à se transformer en un anneau vasculaire continu.

---

(1) Grew, nº 23.
Frank, nº 19, p. 380.
de Bary, nº 2, p. 310, 421 ;
Duchartre, *Eléments de Botanique*, p. 425.
de Candolle, nº 9, p. 429 et suivantes.
de Lanessan, nº 27, p. 891.
Petit, nº 35, p. 176.
Van Tieghem, nº 44, b, p. 841.

Je me suis proposé d'étudier, dans ce premier chapitre, par quelles transformations successives un système, d'abord ouvert, devenait dans la suite un système fermé et quels étaient l'origine et le développement des éléments qui amenaient un changement si profond dans la manière d'être d'un système vasculaire.

En examinant attentivement la forme annulaire d'un système libéro-ligneux pétiolaire, et, de préférence, celle qu'on rencontre dans les pétioles légèrement aplatis du côté de la face supérieure, on n'est pas longtemps à s'apercevoir de certaines particularités établissant des différences morphologiques notables entre les régions inférieure et supérieure de l'anneau.

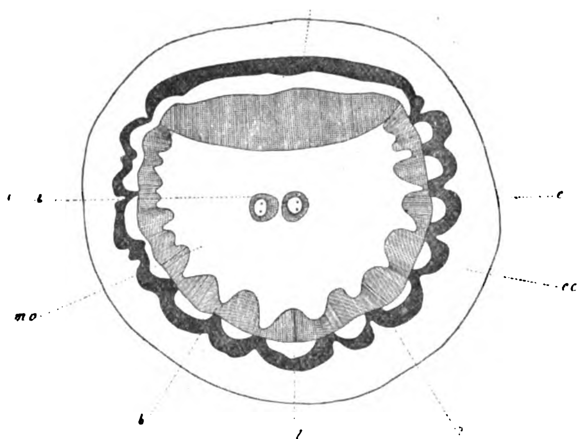


FIGURE 1. — Coupe transversale d'un pétiole adulte d'*Æsculus Hippocastanum* montrant les régions inférieure et supérieure de l'anneau libéro-ligneux. — *e*. Épiderme; *éc*. Écorce; *p*. Péricycle; *l*. Liber; *b*. Bois; *mo*. Moelle; *i*. Pseudo-faisceaux concentriques inverses.

Considérons une coupe transversale faite au premier tiers de la longueur à partir de la base d'un pétiole d'*Æsculus Hippocastanum*. La région inférieure *(fig. 1)* possède une zone sclé-

reuse externe, continue et très ondulée *(p)*. Par suite de la lignification tardive des rayons inter-fasciculaires, la plage libérienne de chaque faisceau se trouve entourée de tous les côtés par du tissu lignifié. Il en résulte que le liber de la région annulaire inférieure se présente sous la forme d'îlots isolés les uns des autres *(l)*. La plage ligneuse, homogène, présente elle aussi un contour interne profondément ondulé et dont les dépressions correspondent toujours aux sillons de la zone scléreuse externe *(p)*.

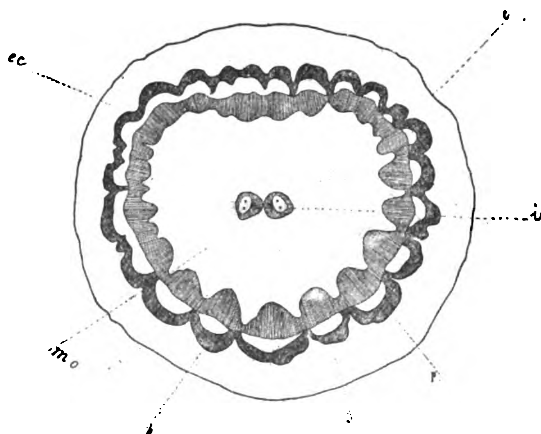


FIGURE 2. — Coupe transversale d'un pétiole adulte d'*Æsculus hippocastanum* montrant la région supérieure en voie de division. — *e.* Épiderme ; *ec.* Écorce ; *p.* Péricycle ; *l.* Liber ; *b.* Bois ; *mo.* Moelle ; *i.* Pseudo-faisceaux concentriques inverses.

Les caractères morphologiques de la région supérieure de l'anneau sont tout autres. La zone scléreuse externe est très peu ondulée. Le liber affecte la forme d'une longue bande horizontale homogène. La plage ligneuse, elle-même, manque de sinuosités. Ces différences morphologiques, considérées dans leur ensemble, posent dès le début une question intéressante : celle de savoir si les régions inférieure et supérieure de l'anneau libéro-ligneux ont vraiment la même origine. La plage supérieure produit l'impression d'une sorte d'obturateur qui se

serait développé après coup à l'intérieur du parenchyme général du pétiole pour réunir, à un moment donné, les deux bords de l'arc inférieur.

En effectuant à partir de ce niveau des coupes transversales, distantes les unes des autres de un centimètre, et en les examinant dans un sens basipète, nous assistons du reste à une dissociation générale de cette plage de fermeture (fig. 2). Celle-ci se subdivise en un certain nombre de faisceaux fusiformes dont l'orientation change à chaque niveau. Ces faisceaux diminuent comme nombre et comme dimensions tout en se soudant entre eux et avec l'arc inférieur; c'est comme une fonte à laquelle on assiste, si bien qu'à la base, l'arc inférieur existe seul, ouvert en haut. Ces faisceaux sont aussi les seuls qui se continuent dans la tige.

Ces différences accentuent l'impression première ; la plage de fermeture doit avoir une évolution spéciale qu'il s'agit de découvrir.

Les recherches que j'ai entreprises à ce sujet, m'ont en effet montré que ces formations sont additionnelles ; elles doivent leur existence à un méristème spécial, d'origine corticale, différent du méristème normal. Ce *méristème supplémentaire* entrevu par Lignier et Gidon (1) est créateur, non seulement des faisceaux fusiformes constituant la plage de fermeture, mais encore de toutes les formations vasculaires spéciales qu'on rencontre assez souvent, à l'état adulte, dispersées ou réunies, à l'intérieur du parenchyme général englobé par l'anneau libéro-ligneux.

Ce méristème spécial mérite donc d'arrêter notre attention à cause du rôle important qu'il joue dans la constitution anatomique des nervures et du pétiole de beaucoup de feuilles. Il permet d'établir des différences d'origine au milieu des productions libéro-ligneuses variées que présente la feuille. Pour confirmer son existence et nous permettre de révéler ses caractères généraux, nous allons en étudier des exemples pris chez des plantes diverses. Nous prendrons comme type le pétiole d'*Æsculus Hippocastanum*.

---

(1) Lignier, n° 29, a p. 452, pl. xv, fig. 2 et 8.
Gidon, n° 22, p. 115, fig. 23.

I. — Pétioles présentant un système libéro-ligneux en cercle fermé.

Æsculus Hippocastanum

(Hippocastanées.)

Considérons la coupe transversale de la base d'un pétiole très jeune d'*Æsculus Hippocastanum*, ayant environ 1^{mm} de longueur. Au dessous d'un épiderme dont les cloisonnements sont tous radiaux, on remarque l'existenced'un méristème cortical.

Ce méristème, dont les cloisonnements sont aussi radiaux, enveloppe complètement un tissu spécial occupant la région centrale du pétiole et qui forme le méristème vasculaire. Les cloisonnements y apparaissent dans toutes les directions.

Ces trois régions fondamentales du pétiole sont en parfaite continuité avec les régions correspondantes de la tige d'où, d'après M. Flot (1), elles tirent leur origine. Une coupe un peu plus âgée nous révèle l'existence de cordons de procambium, différenciés aux dépens du méristème vasculaire. Dans chacun de ces cordons, la différenciation s'établit d'après les règles énoncées par M. Gaston Bonnier (2). Ces cordons se disposent suivant un arc tournant sa concavité du côté de la face supérieure de l'organe. Chacun d'eux possède, en coupe transversale, un aspect fusiforme et se continue dans les tissus encore très jeunes de la tige.

A l'état très jeune considéré ici, cet arc vasculaire se retrouve à tous les niveaux du pétiole ; nulle part il ne se referme en cercle ;

A mesure qu'on s'éloigne de la base, la concavité de cet arc augmente d'une manière lente et progressive. Elle est comblée au fur et à mesure par un méristème spécial dont les éléments réguliers et polygonaux sont disposés en séries verticales. Des coupes transversales sériées dans le très jeune pétiole montrent que l'origine de ce méristème est corticale. Il se réduit en effet

---

(1) Flot, n° 16, p. 1319.
(2) G. Bonnier, n° 4, b.

le plus souvent à la base à une seule assise non cloisonnée tangentiellement, qui représente à elle seule l'écorce à la face supérieure du pétiole. Cette assise est séparée des cordons inférieurs de procambium par une couche peu épaisse de cellules appartenant au méristème vasculaire.

A mesure qu'on s'éloigne de la base, l'assise corticale prend des cloisonnements tangentiels de plus en plus nombreux. Les éléments résultant de cette division, en prennent à leur tour. Il se forme ainsi des séries radiales de cellules, dont l'ensemble constitue un méristème entièrement dépourvu de méats, et d'origine évidemment corticale. L'activité de cloisonnement augmente rapidement à partir de la base jusqu'à un certain maximum qu'elle conserve ensuite jusqu'au voisinage du limbe pour diminuer faiblement au-delà.

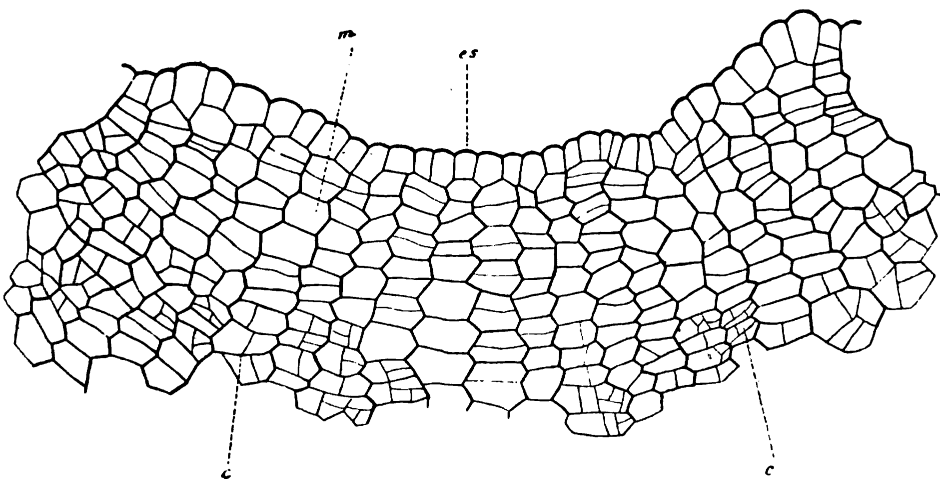


Figure 3. — Pétiole très jeune d'*Æsculus Hippocastanum*. — *es*. Épiderme de la face supérieure; *m*. Méristème d'origine corticale, supplémentaire; *c*. Premiers cloisonnements de la plage de fermeture (liber).

Cette activité de cloisonnement varie aussi dans les séries cellulaires situées à un même niveau. Très prononcée dans les séries médianes du méristème, elle diminue de part et d'autre pour s'annuler tout à fait sur les bords, près des pointes de l'arc vasculaire. Il en résulte une inégalité de longueur pour les séries radiales d'un même niveau, leur ensemble ayant la forme d'un demi cylindre qui comble la gouttière vasculaire.

C'est aux dépens de ce méristème spécial que se différencient des cordons de procambium nouveaux qui se transforment, dans la suite, en faisceaux fusiformes et, finalement, engendrent la plage de fermeture par coalescence latérale plus ou moins complète et soudure aux cornes de l'arc vasculaire normal. Ces cordons de procambium, d'abord isolés et peu nombreux vers la base, se rapprochent peu à peu les uns des autres et augmentent de nombre à mesure qu'on remonte vers le limbe. Ils finissent ainsi par s'accoler latéralement les uns aux autres en s'orientant dans le même sens.

Le méristème supplémentaire donne aussi naissance à d'autres cordons de procambium, localisés à l'intérieur du futur anneau vasculaire. Ces cordons, d'abord isolés et toujours peu nombreux à la base, se réunissent les uns aux autres par leur région prélibérienne, engendrant ainsi des faisceaux libéro-ligneux anormaux à liber interne et à bois externe. Nous reviendrons sur ces formations un peu plus loin.

Clematis vitalba.

(Renonculacées.)

La coupe transversale faite dans la région moyenne d'un très jeune pétiole de *Clematis vitalba* nous présente un épiderme formé de cellules allongées radialement et munies de cloisons de même sens. Il recouvre, du côté de la face supérieure seulement, un méristème supplémentaire d'origine corticale dont les séries ont une origine sous-épidermique. Ce méristème est cellulosique et dépourvu de méats. La plage de fermeture s'individualise à ses dépens et d'après le mode indiqué ci-dessus. Les portions non employées de ce méristème, soit au-dessus soit au-dessous de la plage, ne subissent que des variations faibles qui permettent de reconnaître l'aspect sérié primitif, même après l'évolution complète de la plage.

Aristotelia Macqui.

(Tiliacées.)

L'épiderme d'*Aristotelia Macqui* recouvre un méristème cortical formé de trois assises de cellules. La plus interne seule se

cloisonne tangentiellement et doit être considérée de ce fait comme étant l'origine des séries radiales. Le méristème d'origine corticale est dépourvu de méats et comble presque entièrement la concavité de l'arc inférieur. La plage de fermeture se développe au milieu des séries qui le constituent. Les portions non employées du méristème supplémentaire conservent longtemps au-dessus et au-dessous de la plage de fermeture leur aspect sérié caractéristique. Pourtant elles finissent par le perdre.

Acer platanoides.

(Acérinées.)

Nous retrouvons le méristème d'origine corticale dans le pétiole d'*Acer platanoides*. Les séries radiales sont formées aux dépens de l'assise corticale sous-épidermique et constituent un méristème entièrement cellulosique dépourvu de méats. C'est au sein de ce méristème que prennent naissance les cordons de procambium devant se différencier plus tard en faisceaux fusiformes et dont la coalescence latérale établira la plage de fermeture. Les séries radiales conservent longtemps leur aspect caractéristique. Il m'a été permis de l'observer dans des pétioles où la plage de fermeture était entièrement formée. Les tronçons des séries radiales constituant les régions inférieure et supérieure à la plage, étaient encore en parfaite concordance.

Pavia rubra.

(Hippocastanées.)

Le méristème d'origine corticale existe encore dans les jeunes pétioles de *Pavia rubra*. Les séries radiales débutent dès l'assise sous-épidermique et s'avancent jusqu'au voisinage de l'arc vasculaire inférieur. Leurs éléments sont cellulosiques et dépourvus de méats entre eux. Ils conservent l'aspect sérié même après la formation de la plage de fermeture. Ce caractère originel disparait cependant peu à peu avec le temps, de telle sorte qu'il n'en reste plus aucun indice au moment où le pétiole atteint l'âge adulte.

Ptelea trifoliata.

(Rutacées.)

Les séries radiales du méristème d'origine corticale débutent aussi dans l'assise sous-épidermique. La région supérieure à la plage de fermeture conserve longtemps son aspect sérié. Au contraire cette particularité disparait de très bonne heure dans la région inférieure qui se transforme en parenchyme méatifère.

Rhus toxicodendron.

(Thérébinthacées.)

Au-dessous d'un épiderme dont les éléments sont fortement allongés, on voit débuter le méristème d'origine corticale. Les files de cellules qui le composent s'avancent bien avant dans l'intérieur de la concavité de l'arc inférieur et la comblent presque totalement. Ce méristème supplémentaire est toujours cellulosique et sans méats. Il donne naissance à une plage de fermeture. Les régions inférieure et supérieure à cette plage conservent longtemps l'aspect sérié.

Anagyris fœtida.

(Légumineuses.)

Le pétiole d'*Anagyris fœtida* possède, lui aussi, le méristème d'origine corticale.

L'assise sous-épidermique prend de nombreux cloisonnements tangentiels. Les cellules résultant de cette bipartition en prennent à leur tour et se disposent en séries. C'est aux dépens de ce méristème, ainsi engendré, que va se différencier la plage de fermeture. Les régions inférieure et supérieure à cette plage, perdent de bonne heure leurs caractères originels. Toutefois nous devons signaler l'existence de cloisons tangentielles dans l'assise corticale sous-épidermique même à un âge où le pétiole a atteint sa structure définitive.

Ribes sanguinea.

(Saxifragées.)

Nous retrouvons dans le pétiole de *Ribes sanguinea*, le méristème d'origine corticale. Il débute dès l'assise sous-épidermique et comble la concavité de l'arc vasculaire inférieur. Ses éléments sont cellulosiques, disposés en séries et dépourvus de méats entre eux. La fermeture de l'arc inférieur, du côté de la face supérieure de l'organe, s'opère progressivement aux dépens du méristème supplémentaire, par formation de liber et de bois nouveaux au contact des extrémités de l'arc inférieur. Quand la plage de fermeture est tout entière constituée, les portions supérieure ou inférieure du méristème perdent leur disposition sériée et subissent les transformations que nous avons eu si souvent déjà l'occasion de signaler : modification des contours cellulaires, apparition des méats, collenchymatisation des membranes, etc.

Cornus sanguinea.

(Cornées.)

Le pétiole adulte de *Cornus sanguinea* possède un système libéro-ligneux en anneau fermé. Un très jeune pétiole montre au contraire un arc vasculaire ouvert en haut, dont la gouttière est encore remplie par un méristème vasculaire d'origine corticale semblable à celui des plantes précédentes. Ce méristème débute dans l'assise sous-épidermique et s'avance jusqu'au voisinage de l'arc vasculaire inférieur. Ses éléments sont toujours cellulosiques et dépourvus de méats entre eux. Ils donnent naissance à la plage de fermeture. Les portions non employées perdent de très bonne heure l'aspect sérié : aussi est-il presque impossible de se douter de l'origine de la plage de fermeture lorsque le pétiole a atteint l'âge adulte.

Campanula rapunculoides.

(Campanulacées.)

Les cellules épidermiques de *Campanula rapunculoides* sont très allongées radialement. Celles de la face supérieure cou-

vrent à l'origine une seule assise corticale. Cette assise reste simple à la base du pétiole; plus haut elle subit de nombreux cloisonnements tangentiels. Il en résulte un certain nombre de séries dont l'ensemble constitue le méristème d'origine corticale. C'est encore aux dépens de ce méristème que se différencient les cordons de procambium de la plage de fermeture. Les

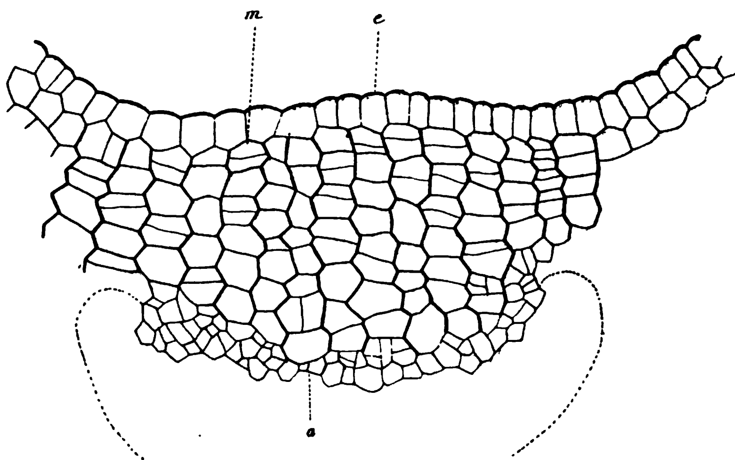


FIGURE 4. — Coupe transversale d'un pétiole très jeune de *Campanula rapunculoides*. — *es*. Épiderme de la face supérieure ; *m*. Méristème d'origine corticale ; *a*. Arc vasculaire inférieur.

portions du méristème supplémentaire, situées au-dessus et au-dessous de la plage de fermeture, perdent de très bonne heure l'aspect sérié. Les cellules de la région inférieure arrondissent leur contour et prennent des méats. Ces cellules forment la majeure partie du parenchyme englobé par l'anneau vasculaire, l'analogue d'une moelle. Les cellules situées en dehors de la plage se déforment aussi; elles prennent des cloisonnements dans tous les sens. Les éléments qui dérivent de ces divisions successives, s'épaississent et engendrent enfin une zone collenchymateuse sous-épidermique.

Fraxinus excelsior.

(Oléinées.)

Dans le *Fraxinus excelsior*, les cloisonnements tangentiels apparaissent encore dans l'assise corticale unique située sous l'épiderme. Ici aussi, les éléments des séries radiales ne présentent jamais de méats entre eux. L'aspect sérié disparaît de très bonne heure. Aussi est-il très difficile, parfois même impossible, de reconnaître à l'état adulte l'origine des régions inférieure et supérieure à la plage de fermeture, tant les modifications subies par les éléments qui les constituent sont profondes.

Humulus Lupulus.

(Cannabinées.)

Le pétiole d'*Humulus Lupulus* nous fournit un autre bel exemple de méristème surnuméraire. Les éléments de l'épiderme sont allongés dans le sens radial et recouvrent un méristème cortical composé, à la base du pétiole et du côté de la face supérieure, d'une seule assise de cellules. Chaque élément de cette assise prend, un peu plus haut, des cloisonnements tangentiels. Les cellules qui résultent de cette bipartition, se divisent à leur tour et, grâce à cette multiplication, il se forme des séries radiales de cellules comblant en majeure partie la concavité de l'arc inférieur. Le méristème supplémentaire, toujours cellulosique, ne présente jamais de méats. C'est encore à ses dépens que s'effectue la fermeture de l'arc inférieur.

Le méristème conserve l'aspect sérié longtemps après la formation de la plage de fermeture. Les tronçons des séries, constituant les régions inférieure et supérieure à la plage, sont en parfaite concordance même après son complet développement. Toutefois à l'état adulte, cet aspect disparaît, les cellules du méristème subissant avec l'âge des modifications profondes qui rendent impossible toute interprétation sur leur origine.

Dans tous les pétioles que nous venons d'examiner, le méristème supplémentaire donne toujours naissance à une plage de fermeture du côté de la face supérieure de l'organe. On retrouve

cette particularité dans : *Helleborus niger* (Renonculacées); *Liriodendron tulipifera, Magnolia grandiflora* (Magnoliacées); *Ailantus glandulosa* (Térébinthacées); *Robinia pseudoacacia, Amorpha fruticosa, Glycine Sinensis, Apios tuberosa, Sophora japonica, Cercis siliquastrum* (Légumineuses); *Spiræa Lindleyana* (Rosacées); *Cornus sericea* (Cornées); *Morus alba* (Morées); *Ficus Carica* (Ficacées); *Ulmus campestris* (Ulmacées); *Juglans regia* (Juglandées); *Castanea vulgaris, Quercus pedunculata, Corylus Avellana, Fagus sylvatica, Alnus glutinosa* (Cupulifères), etc.

Mais dans bien des cas le méristème supplémentaire existe, sans toutefois donner naissance à une plage de fermeture. En voici quelques exemples.

II. — Pétioles présentant un système libéro-ligneux en arc ouvert.

Camellia japonica.

(Ternstrœmiacées.)

Le système libéro-ligneux du pétiole reste encore en arc ouvert même à l'état adulte, quoique le méristème capable de donner la plage de fermeture se produise également. L'épiderme d'un jeune pétiole de *Camellia japonica*, se compose de cellules régulières, allongées et cloisonnées radialement. Le méristème vasculaire d'origine corticale débute immédiatement sous l'assise épidermique. Les séries qui le composent sont de faible longueur; les éléments les plus internes de chaque série perdent de très bonne heure l'aspect polygonal primitif, arrondissent leur contour et se transforment en parenchyme méatifère, sans donner jamais naissance à une plage de fermeture. Le rôle du méristème surnuméraire semble donc limité dans ce cas à un épaississement vertical du pétiole.

Evonymus japonicus.

(Célastrinées.)

Nous retrouvons dans le pétiole d'*Evonymus japonicus* la même structure et la même évolution que dans le pétiole de

Camellia. Le méristème d'origine corticale débute immédiatement au-dessous de l'épiderme. Il est peu développé. L'aspect sérié disparait de fort bonne heure. Ici comme dans le *Camellia*, son rôle se borne à un épaississement vertical du pétiole.

Hydrangea quercifolia.

(Saxifragées.)

Le pétiole d'*Hydrangea quercifolia* nous offre un autre type intéressant du méristème d'origine corticale. Les séries radiales débutent encore dans l'assise sous-épidermique et remplissent constamment la concavité toujours croissante de l'arc vasculaire inférieur. Les éléments cellulosiques et sans méats perdent de fort bonne heure l'aspect sérié sans produire une plage de fermeture proprement dite. Le méristème d'origine corticale ne demeure cependant pas sans donner naissance à des cordons de procambium. Mais ceux-ci s'orientent d'une manière tout à fait particulière et engendrent, à l'état adulte, une forme fasciculaire anormale que nous apprendrons à connaître plus tard sous le nom de *pseudo-faisceau concentrique inverse*. Ce pseudo-faisceau, localisé d'abord dans la concavité de l'arc, se rapproche peu à peu de la face supérieure du pétiole, à mesure qu'on s'éloigne de la base et finit par jouer le rôle de plage de fermeture de l'arc inférieur, dans la nervure principale du limbe.

Chrysanthemum coronarium.

(Composées.)

Le système libéro-ligneux du pétiole reste toujours en arc ouvert. Néanmoins il s'y produit encore le méristème supplémentaire comme dans les cas précédents. Il dérive de l'assise sous-épidermique. Son développement est des plus restreints. Certaines cellules de l'assise corticale prennent des cloisons tangentielles qui engendrent des séries de deux à quatre éléments. L'importance de ce tissu, déjà faible, s'atténue encore au voisinage de la base du pétiole, où il n'est plus représenté que par l'assise corticale sous-jacente à l'épiderme. On ne voit pas

de plage de fermeture se différencier à ses dépens. Son rôle se borne donc, dans ce cas, à augmenter l'épaisseur verticale du pétiole.

Olea europæa.

(Oléinées.)

Le méristème d'origine corticale débute de l'unique assise corticale sous-épidermique. Celle-ci se fait remarquer de bonne heure par les nombreux cloisonnements tangentiels qu'elle prend. Les séries ainsi engendrées s'avancent jusqu'au voisinage de l'arc inférieur et sont frappées de très bonne heure d'un épaississement parfois considérable. Grâce à cet épaississement hâtif, l'aspect sérié des éléments se conserve et l'on ne saurait éprouver quelque hésitation à se prononcer sur l'origine du méristème supplémentaire. Son rôle paraîtrait donc se borner à épaissir le pétiole dans le sens vertical.

Enfin il existe des pétioles où le méristème supplémentaire n'existe pas. En voici un exemple.

Stellaria media.

(Caryophyllées.)

Le pétiole adulte de *Stellaria media* possède un système libéro-ligneux en arc ouvert. Cet arc n'est jamais ni fermé ni comblé, car le méristème ne se forme à aucun niveau. Au-dessous d'un épiderme dont les éléments varient de forme suivant la face considérée, s'étale la jeune écorce, dont les cellules ne subissent aucun cloisonnement tangentiel, et qui enveloppe le méristème vasculaire normal dans lequel se différencient les cordons de procambium. Le pétiole de *Stellaria media* est du reste fort peu développé et présente sur sa face supérieure, un gouttière qui court depuis la base jusqu'au sommet de l'organe.

Une pareille structure se trouve dans beaucoup de pétioles. Nous n'en citerons que quelques exemples : *Cardamine impatiens, Teesdalia nudicaulis* (Crucifères) ; *Ornithopus perpusillus,*

Vicia sativa (Légumineuses); *Sambucus Ebulus* (Caprifoliacées); *Centranthus ruber* (Valérianées); *Bellis perennis, Serratula arvensis* (Composées); *Veronica Belacabunga* (Scrofularinées); *Thymus Serpyllum, Teucrium Scorodonia* (Labiées); *Plantago major* (Plantaginées); *Cannabis sativa* (Cannabinées), etc., etc.

RÉSUMÉ. — Les quelques exemples que nous venons de passer en revue, choisis parmi bien d'autres, nous montrent que le méristème vasculaire, normal et primitif, ne constitue pas le seul milieu capable de donner naissance à des formations libéro-ligneuses. L'écorce peut aussi en donner au moins à la face supérieure du pétiole, en se cloisonnant de bonne heure et en donnant un méristème vasculaire supplémentaire. Nous avons reconnu que ce tissu se produit toujours quand le système libéro-ligneux est en cercle fermé, et c'est à lui qu'il faut attribuer la fermeture de l'arc vasculaire primitif. Mais souvent ce tissu apparaît sans donner naissance à des faisceaux; il comble alors simplement la gouttière primitive avec du parenchyme. Enfin dans les pétioles herbacés et peu développés, ayant un sillon prononcé à la face supérieure, ce tissu spécial ne se produit pas.

Il s'agit maintenant d'étudier de plus près et en détail l'origine, le développement et le destin définitif de ce méristème.

III. — Origine, développement et transformations du méristème vasculaire supplémentaire.

Le méristème vasculaire supplémentaire dérive toujours, lorsqu'il existe, d'une assise de cellules appartenant au méristème cortical. Celui-ci se compose généralement d'une seule assise de cellules du côté de la face supérieure de l'organe (*Campanula rapunculoides; Pavia rubra; Æsculus Hippocastanum; Juglans regia; Liquidambar*, etc., etc.). Rarement il en comporte plusieurs (*Aristotelia Macqui*). Dans ce cas c'est

l'assise corticale la plus interne qui engendre le méristème vasculaire. Quant à cette formation elle-même, elle s'opère de la manière suivante. Chaque élément se divise d'abord par une cloison transversale. Cette cloison est sensiblement horizontale quand le pétiole est orienté normalement. Les cellules qui dérivent de cette bipartition se cloisonnent à leur tour et ainsi de suite. Cette multiplication rapide amène la prompte formation de séries verticales dont les éléments, régulièrement polygonaux, sont cellulosiques et dépourvus de méats entre eux. L'épaisseur du méristème ainsi formé, varie dans un même pétiole suivant le niveau considéré. Réduit, à la base même de l'organe, au méristème cortical, il augmente d'épaisseur à mesure qu'on remonte vers le limbe. D'abord très rapide, cette augmentation atteint bien vite un maximum qu'elle conserve jusqu'au voisinage du limbe, pour subir de nouveau une diminution. Nous pouvons nous rendre un compte exact de ces modifications en examinant, dans un sens basifuge, les coupes transversales en séries d'un jeune pétiole convenablement choisi. L'activité de cloisonnement de l'assise corticale, faible à la base, pour chaque série, augmente d'intensité à mesure qu'on s'en éloigne. Cette intensité ne tarde pas à atteindre un maximum correspondant au maximum de développement du méristème supplémentaire, et elle le conserve jusqu'au voisinage du limbe pour diminuer de nouveau faiblement ensuite.

D'un autre côté, l'activité de cloisonnement, prépondérante dans les séries de la région moyenne de la plage, y engendre de longues files cellulaires tandis qu'elle diminue sur les bords en donnant des files de plus en plus courtes. D'après ce qui précède le méristème d'origine corticale aurait la forme d'un demi cylindre atténué à ses deux extrémités, suivant le plan médian vertical du pétiole, mais principalement du côté de la base. C'est ainsi que la concavité de l'arc vasculaire inférieur qui, du reste, s'approfondit de plus en plus à mesure qu'on remonte vers le limbe, se trouve, en totalité ou en grande partie, remplie par un tissu nouveau en pleine activité de cloisonnements.

C'est nettement aux dépens de ce méristème spécial, dont l'origine est entièrement corticale, que se différencient ensuite les cordons de procambium qui doivent donner naissance à la plage de fermeture de l'arc vasculaire quand celle-ci existe.

IV. — Développement des cordons de procambium dans le méristème supplémentaire.

APPARITION. — Quel que soit le méristème où se forment des faisceaux, ceux-ci sont toujours annoncés par l'apparition, sur la coupe transverse, de plages procambiales, à cellules étroites qui résultent de cloisonnements longitudinaux plus rapides que dans les cellules environnantes. En revanche ces cellules sont, en coupe longitudinale, plus longues que leur voisines, parce que les cloisonnements transverses y sont moins fréquents. De là, l'aspect caractéristique des cordons ou faisceaux de procambium.

Chaque cordon possède, en coupe transverse, une forme caractéristique fusiforme ou arrondie. Cette distinction, qui apparait de très bonne heure, est importante, en ce sens qu'elle subsiste dans la suite et permet de reconnaître dès l'origne si le faisceau adulte sera un faisceau ordinaire (fusiforme), ou bien un faisceau arrondi (faisceaux concentriques, hémiconcentriques, rayonnés, voir chapitres II et III). Nous supposerons dans ce qui suit que les faisceaux sont fusiformes ; c'est le cas normal. Dans ce cas les fuseaux procambiaux sont orientés ordinairement en direction rayonnante.

DIFFÉRENCIATION. — A mesure que la plage procambiale se forme on distingue près du bord, d'ordinaire vers l'extérieur, une cellule à parois épaissies et nacrées; c'est le premier tube criblé (1). Ce premier élément du liber apparait le plus souvent, non dans l'assise la plus externe de la plage procambiale, mais dans l'assise sous-jacente. Dès lors l'accroissement et les cloisonnements de la plage sont orientés d'abord à partir de ce pôle, puis en convergeant vers un autre pôle, situé à l'autre pointe du fuseau, et destiné à devenir le pôle ligneux. C'est en somme ce qu'a établi M. G. Bonnier et la différenciation, qui s'accomplit à la suite, s'opère exactement d'après les règles établies par ce savant.

(1) LÉGER, n° 28; CHAUVEAUD, n° 11.

Il n'y a donc aucune différence essentielle entre les deux méristèmes vasculaires que nous avons distingués, au point de vue de l'apparition et de la différenciation des cordons de procambium. Mais il n'en est pas de même du nombre, de la disposition et des rapports de ces cordons. Ceux du méristème vasculaire primitif sont toujours disposés en arc et se continuent toujours dans la tige et dans le limbe. Au contraire les cordons de procambium formés dans le méristème vasculaire supplémentaire, subissent de grandes variations dans leur nombre, dans leurs rapports réciproques et dans leur parcours. Nous distinguerons à ce sujet deux types.

A. — *1er Type.* Un pétiole très jeune d'*Æsculus Hippocastanum* montre des cordons fusiformes de procambium, tout d'abord dans le méristème vasculaire primitif; ils y forment un arc ouvert. Peu de temps après il se développe également des cordons de procambium dans le méristème surnuméraire. Ces faisceaux additionnels manquent nécessairement tout à fait à la base, là où manque le méristème surnuméraire. Ils apparaissent un peu plus haut, encore très près de la base, au nombre de 2 à 4; plus haut encore ils sont plus nombreux, plus gros et leur orientation, jusqu'alors quelconque, tend à se régulariser, les régions libériennes étant tournées vers le haut.

A mesure qu'on s'éloigne de la base, la contiguïté latérale de ces cordons augmente de plus en plus ; elle arrive bientôt à une cohésion réelle ; les cordons distincts sont fusionnés en une plage procambiale horizontale, avec tubes criblés formant une ligne pointée externe. C'est ainsi que se constitue une fermeture procambiale continue, non formée de faisceaux fusiformes distincts à ce niveau.

La cohésion se maintient dans la plage de fermeture sur la plus grande longueur du pétiole. Mais, au voisinage du limbe, les cordons de procambium se séparent de nouveau. Ceux-ci reprennent leur individualité et subissent de profondes modifications dans leurs rapports, leur grandeur, leur orientation et leur nombre avant de passer dans le limbe. Nous ne décrirons pas ces variations multiples étudiées déjà à l'état adulte par bien des auteurs avec la course des faisceaux, mais nous essaierons d'en donner plus loin l'interprétation.

B. — (*2e type.*) *Fraxinus excelsior.* — Ici encore, les premiers faisceaux de procambium apparus sont ceux de l'arc du méristème vasculaire primitif. Quant à ceux qui se forment ensuite dans le méristème surnuméraire, ils apparaissent également successivement et non simultanément, comme c'était le cas dans l'Æsculus. Il s'en différencie d'abord une paire au contact des cornes de l'arc simultanément dans toute la longueur du pétiole,

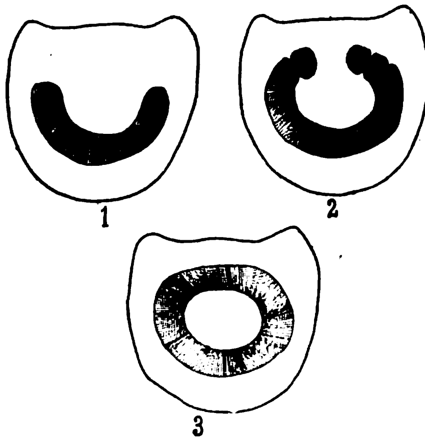


FIGURE 5. — Coupes transversales schématisées d'un jeune pétiole de *Fraxinus excelsior* effectuées à des niveaux différents et montrant le mode de fermeture de l'arc inférieur par juxtaposition aux sommets des deux cornes de l'arc, de cordons de procambium fusiformes en coupe transversale, schéma 2.

sauf à la base. Puis une seconde paire apparait au contact de la première, mais la différenciation s'avance moins près de la base. L'arc vasculaire primitif se referme ainsi progressivement, au moins dans la partie moyenne du pétiole. Cette fermeture n'est donc pas un simple étranglement ; les branches de l'arc ne se rapprochent pas. Ce sont des formations nouvelles qui opèrent peu à peu la fermeture (1).

---

(1) PETIT, no 35

V. — Structure à l'état adulte.

La structure à l'état adulte correspond à ce que nous montre le développement.

Considérons, par exemple, une plage de fermeture formée d'après le premier mode et voyons ce qu'elle devient à la base d'un pétiole adulte. Faisons des coupes en série dans un pétiole d'*Æsculus Hippocastanum*, et examinons-les dans un sens basifuge. La plage de fermeture n'existe pas à la base ; le système libéro-ligneux du pétiole se réduit à l'arc vasculaire inférieur. Celui-ci est formé de faisceaux fusiformes espacés les uns des autres. A mesure qu'on remonte vers le limbe, il apparait d'autres faisceaux fusiformes au sein même de la concavité de l'arc inférieur. Ceux-ci augmentent peu à peu de nombre et de grandeur, tandis qu'ils tendent à prendre une orientation commune, le liber tourné du côté de la face supérieure. A un moment donné, tous ces faisceaux se trouvent situés sur le même niveau. Une coalescence latérale, de plus en plus complète, s'établit entre eux ; la plage de fermeture de l'arc vasculaire inférieur est formée.

Si nous prenons un exemple du deuxième cas, nous n'observons plus les mêmes phénomènes.

A mesure qu'on se rapproche du limbe, on voit apparaître aux extrémités des deux cornes de l'arc inférieur de nouveaux faisceaux fusiformes qui oblitèrent peu à peu l'arc inférieur du côté de la face supérieure. L'apparition ou la disparition de la lame de fermeture, suivant qu'on envisage les coupes dans un sens basipète ou basifuge, est due simplement à une addition ou à une résorption lente et progressive de faisceaux fusiformes, sans aucun changement d'orientation de leur part.

VI. — Lieu d'apparition de la plage de fermeture

Le lieu d'apparition de la plage de fermeture varie avec les espèces. Généralement la fermeture de l'arc inférieur s'opère à une petite distance de la base (*Pavia*; *Æsculus*; *Fraxinus*; etc.).

Il n'en est cependant pas toujours ainsi. Je citerai par exemple le cas de l'*Hydrangea quercifolia*, qui est un des plus intéressants.

Quand on examine les coupes transversales en séries effectuées dans un très jeune pétiole d'*Hydrangea quercifolia*, on remarque la présence d'un arc prévasculaire inférieur dont la concavité tournée du côté de la face supérieure est entièrement remplie par les séries du méristème d'origine corticale. Ce méristème donne naissance à un certain nombre de cordons de procambium. Ceux-ci perdent de très bonne heure leur individualité, en s'accolant par leurs régions prélibériennes, et engendrent ce que nous appellerons plus tard un faisceau pseudo-concentrique inverse. Ce faisceau se trouve isolé au milieu du parenchyme comblant la concavité de l'arc inférieur.

A mesure qu'on remonte vers le limbe, le faisceau tend à se rapprocher de plus en plus de l'épiderme supérieur. En même temps, l'arc inférieur s'incurve graduellement. A un moment donné, le faisceau pseudo-concentrique inverse ferme complètement l'ouverture de l'arc inférieur. Cette fermeture ne se produit jamais dans le pétiole, mais seulement dans la nervure principale et à une faible distance de la base du limbe.

Lorsque la plage de fermeture est entièrement édifiée, le méristème surnuméraire se trouve divisé de ce fait en deux régions bien distinctes : la région inférieure comprise entre la plage de fermeture et l'arc vasculaire inférieur ; la région supérieure comprise entre l'épiderme et la plage.

La région inférieure perd de très bonne heure l'aspect sérié. Ses cellules grandissent, prennent des cloisons en tous sens, corrigent leurs contours, deviennent rondes et ne tardent pas à former un parenchyme méatifère. Dans bien des cas elles deviennent le siège de formations libéro-ligneuses très intéressantes, dont nous nous occuperons plus loin.

La région supérieure subit, elle aussi, les modifications qui sont généralement l'apanage de tout tissu qui vieillit. Mais ces transformations apparaissent relativement tard, ce qui lui permet de conserver assez longtemps l'aspect sérié. Cependant, ce caractère lui-même s'atténue à son tour et alors les cellules de la région supérieure subissent les mêmes transformations que celles de la région inférieure. Les assises les

plus externes prennent des cloisonnements en tous sens ; *il en résulte une couche de petites cellules qui peuvent parfois s'épaissir fortement et donner naissance à une bande collenchymateuse sous-épidermique du côté de la face supérieure de l'organe.*

VII. — Conclusions.

1° Conformément aux observations de M. G. Bonnier (1), une très jeune feuille comprend dans ses deux parties principales (pétiole et limbe), trois grandes régions fondamentales, que l'on distingue d'après leur mode d'acroissement.

La première est l'épiderme ; la deuxième, le méristème cortical. Pour ces deux régions, les cloisonnements sont uniquement radiaux, sauf une exception dont nous allons parler.

La troisième est le méristème vasculaire. Les cloisonnements s'y font au début dans toutes les directions. Chacune de ces trois régions fondamentales est en relation directe avec les tissus correspondants encore très jeunes de la tige, d'où, d'après M. Flot (2), ils tirent leur origine.

2° Le méristème vasculaire n'est pourtant pas le seul tissu de la feuille capable de donner naissance à des cordons de procambium. Chez un grand nombre de pétioles et, de préférence, chez ceux dont le système vasculaire forme un anneau complet, il existe un autre méristème vasculaire, qui résulte d'un accroissement radial accompagné d'un cloisonnement tangentiel rapide de l'assise corticale la plus interne. Ce méristème additionnel ne se développe jamais que du côté de la face supérieure de la feuille. Partout ailleurs l'écorce conserve son accroissement primitif uniquement tangentiel. Il n'est pas douteux que ce soit l'écorce qui donne naissance à ce méristème vasculaire, car presque toujours les séries engendrées viennent jusqu'au contact de l'épiderme ; à moins toutefois d'admettre que l'écorce manque entièrement de ce côté, le méristème vasculaire arrivant au

---

(1) Bonnier, n° 4 b.

(2) Flot, n° 19.

contact de l'épiderme. Dans cette hypothèse la règle générale établie par M. G. Bonnier serait encore respectée. Cette hypothèse intéressante de l'absence de toute écorce à la face supérieure du pétiole, serait grosse de conséquences au point de vue des rapports et des homologies de la feuille avec la tige. Je ne me sens pas l'autorité nécessaire pour la discuter actuellement.

3° Le méristème surnuméraire évolue dans la suite, de deux manières différentes.

a. Il donne naissance à du parenchyme plus ou moins collenchymateux et alors le système vasculaire de la feuille est en arc ouvert.

b. Il donne naissance à des formations vasculaires, contiguës ou non. Dans ce cas extrême, la contiguïté donne une bande continue qui ferme l'arc inférieur en un anneau complet.

4° Quand il y a formation vasculaire, dans l'un ou dans l'autre méristème, cette formation est toujours annoncée par l'apparition *de plages de procambium. Dans ces endroits le cloisonnement diminue dans le sens longitudinal et augmente dans le sens transversal, de sorte qu'il engendre des éléments étroits et allongés.*

5° *Les premiers faisceaux de procambium sont toujours les inférieurs,* appartenant au méristème vasculaire proprement dit. Les faisceaux du méristème cortical sont toujours plus tardifs. *La structure bilatérale de la feuille existe donc toujours à un moment donné, à n'importe quel niveau* (1), même lorsque plus tard cette structure sera devenue d'apparence tout à fait symétrique par rapport à un axe, comme la chose est assez fréquente. Cette observation est une confirmation directe des principes si magistralement établis il y a longtemps déjà, par M. Van Tieghem, sur la symétrie de structure des organes et en particulier pour la racine (2). Cette structure bilatérale s'aperçoit encore bien plus nettement et plus longtemps si on examine

(1) Contrairement à l'opinion de de Lanessan. No 27, p. 891.

(2) Van Tieghem, no 44, a.

une feuille un peu plus âgée. On voit alors que la différenciation en bois et en liber, donnant des faisceaux libéro-ligneux, apparaît tout d'abord dans les cordons de procambium de l'arc inférieur. Ce n'est que notablement plus tard que la même différenciation peut apparaître dans les autres cordons de procambium, de telle sorte que l'on peut avoir pendant une période relativement longue, des faisceaux libéro-ligneux disposés en arc ouvert même dans les pétioles qui plus tard possèderont un cercle complet, identique en apparence à celui d'une tige (*Aralia, Æsculus, Pavia, Liriodendron, Fraxinus, Cornus, Carpinus*, etc., etc.).

Quant à cette différenciation en elle-même, elle paraît s'opérer toujours suivant les règles établies par M. G. Bonnier, à partir de pôles libériens et de pôles ligneux.

6° En résumé : « *lorsque l'arc inférieur rejoint ses bords en haut et se ferme en un anneau complet* » (1) *cette fermeture s'opère non par étranglement, mais au contraire par l'adjonction, à l'arc inférieur, de faisceaux libéro-ligneux fusiformes, qui se développent aux dépens du méristème vasculaire d'origine corticale, différant du méristème vasculaire proprement dit par son origine, son mode de développement et par l'époque de la différenciation.*

(1) Van Tieghem, n° 44, **b**, p. 841.

CHAPITRE II

Faisceaux rayonnés. (1)

En 1887, M. L. Petit (2), désignait sous le nom de faisceaux rayonnés « des faisceaux formés de petits fascicules, distincts les uns des autres et disposés suivant les rayons d'un cercle.... » Un peu plus loin ce même auteur ajoutait : « On ne les trouve guère que dans les Crucifères et à la base du pétiole des Platanées. » Cette définition d'une nouvelle forme de faisceaux est vraiment insuffisante. Nous verrons, du reste, qu'elle ne concorde pas d'une manière assez précise avec la structure anatomique de ces formes anormales, et n'a plus sa raison d'être si l'on s'adresse à l'origine et au développement des faisceaux rayonnés. Nous ne conserverons donc que la dénomination adoptée par M. Petit, parce qu'elle correspond assez bien à l'aspect de ces faisceaux particuliers.

ORIGINE. — Un faisceau rayonné dérive, comme nous le verrons plus loin, d'un seul cordon de procambium, *circulaire* en coupe transversale. Au sein de ce cordon unique, se différencient ensuite des cordons de procambium secondaire, *fusiformes*, qui donnent naissance à autant de *fascicules libéro-ligneux*. A mesure qu'un faisceau rayonné avance en âge, les caractères qu'il doit posséder à l'état adulte s'accentuent de plus en plus comme je l'indiquerai plus loin. A l'état adulte le faisceau rayonné *présente toujours, au moins sur une partie de sa périphérie, un*

---

(1) FOURNIER, n° 17.
PLITT, n° 38.
PETIT, n° 35, p. 91 et 169.
BORZI, n° 5, p. 316 à 331.
BRIQUET, n° 7, p. 180.
(2) PETIT, n° 35, p. 169.

contour ondulé et et comme lobé. Il est formé de fascicules disséminés à l'intérieur d'une masse parenchymateuse. Dans celle-ci la petitesse et l'épaisseur des parois des éléments tranchent d'une manière très nette, avec la grandeur, l'aspect sinueux et la minceur des parois des éléments du parenchyme général.

I. — Caractères distinctifs des faisceaux rayonnés.

Les faisceaux rayonnés que nous venons de définir, d'après leur origine et aussi d'après leur forme adulte, représentent le groupe des *vrais faisceaux rayonnés*. Il ne faut pas les confondre avec des groupements de faisceaux fusiformes que nous étudierons plus loin sous le nom de *pseudo-faisceaux rayonnés*. Dans certains cas, il peut se faire, en effet que des faisceaux fusiformes naissent orientés suivant les rayons d'un cercle et reproduisent ainsi l'image d'un faisceau rayonné. Une pareille forme, répond encore très nettement à la définition de M. Petit, mais elle s'éloigne des faisceaux rayonnés vrais, tels que nous les avons définis. *Chaque faisceau* de l'ensemble provient en effet d'un cordon particulier de procambium isolé, d'aspect fusiforme ; il n'y a pas au début un seul cordon procambial circulaire. De plus, à l'état adulte, cette forme anormale ne présente jamais à sa périphérie un contour ondulé et comme lobé. Enfin, le tissu comblant qui réunit les faisceaux fusiformes, présente généralement les caractères anatomiques et morphologiques du parenchyme général du pétiole considéré.

Nous réserverons désormais le nom de faisceau à ce qui dérive d'un cordon de procambium primitif, et celui de fascicule (s'il y lieu), à des faisceaux secondaires apparus comme distincts au sein d'un seul cordon primitif.

II. — Étude des faisceaux rayonnés dans quelques plantes.

Afin d'établir en détail d'une manière nette et précise, les caractères anatomiques des faisceaux rayonnés vrais, je les

étudierai tout d'abord dans un certain nombre d'espèces. Malheureusement leur rareté a forcément restreint le champ de mes investigations.

Raphanus sativus.

(Crucifères.)

Base du pétiole. — Les faisceaux rayonnés de *Raphanus sativus* existent sur toute la longueur du pétiole. Chacun d'eux se compose de 3 à 4 fascicules séparés les uns des autres par des rayons inter-fasciculaires. Chaque fascicule présente en coupe transversale un aspect fusiforme et possède en allant de la périphérie vers le centre : *une plage péricyclo-libérienne* (1), *une bande libérienne proprement dite, un cambium et une plage ligneuse.*

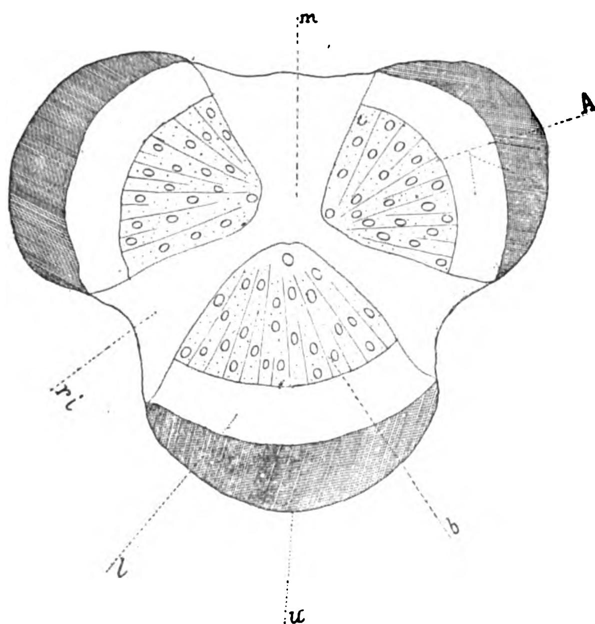


Figure 6. — Représentation schématique d'un faisceau rayonné de *Raphanus sativus*. — A. Fascicule ; *u*. Plage péricyclo-libérienne ; *l*. Liber : *b*. Bois ; *ri*. Rayons inter-fasciculaires ; *m*. Plage collenchymateuse interne.

(1) La difficulté souvent grande que l'on éprouve à délimiter le liber du péricycle nous a fait adopter ce terme.

La plage péricyclo-libérienne a la forme d'un croissant : ses éléments, de forme et de grandeur variables, sont fortement épaissis. *Le liber* proprement dit est entièrement formé de vaisseaux et de parenchyme plus ou moins sérié au voisinage du cambium. *Le cambium* est fortement développé.

La plage ligneuse comprend deux sortes d'éléments : les trachées et les cellules parenchymateuses. Les trachées sont disposées sans ordre apparent. Elles sont isolées ou réunies en îlots de deux à cinq. Leur contour externe est polygonal ; leur contour interne, circulaire. Elles sont d'un calibre inégal. Les plus petites occupent le sommet interne de la plage ligneuse, les plus grandes sont au voisinage du cambium.

Le parenchyme ligneux est cellulosique. Les éléments conservent la forme polygonale.

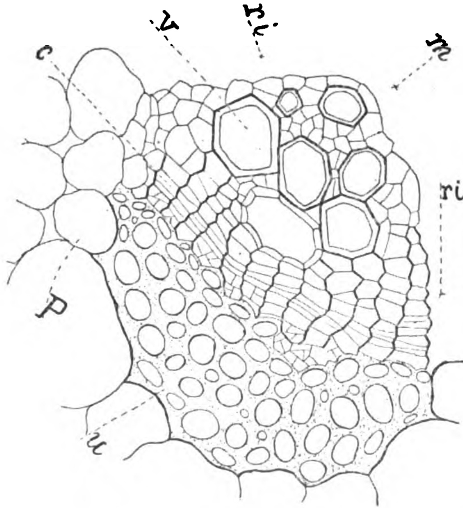


FIGURE 7. — Structure anatomique d'un fascicule de *Raphanus sativus*. — *u*. Zone péricyclo-libérienne ; *c*. Liber et Cambium ; *v*. Bois ; *ri*. Rayons inter-fasciculaires ; *m*. Plage collenchymateuse interne ; *p*. Parenchyme général.

Les fascicules sont toujours distincts à la base du pétiole. Des *rayons inter-fasciculaires* les séparent les uns des autres. Ces rayons présentent *trois régions* bien distinctes.

La *région la plus externe* comprend des cellules rondes et

grandes, dont la minceur des membranes contraste avec l'épaisseur des éléments des plages péricyclo-libériennes.

La *région moyenne* débute au niveau du cambium et s'étend jusqu'au voisinage du sommet. Les éléments qui la constituent sont rectangulaires et allongés radialement. Ils sont susceptibles d'un épaississement assez prononcé au voisinage de la région interne.

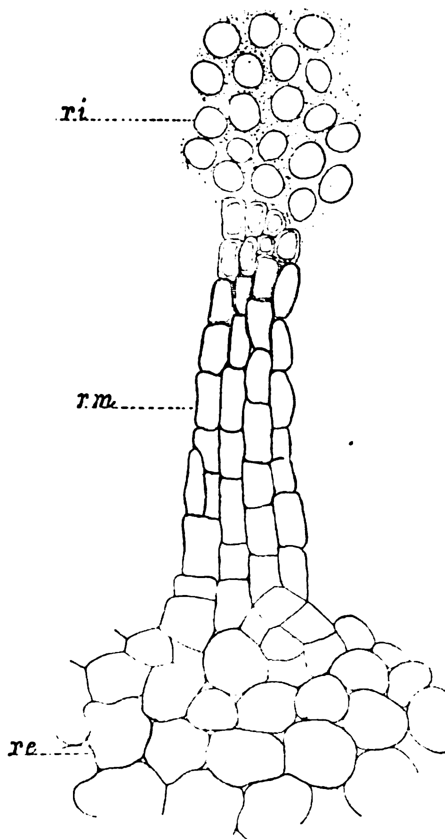


FIGURE. 8. — Structure anatomique d'un rayon interfasciculaire. — *re*. Région externe ; *rm*. Région moyenne ; *ri*. Région interne.

La *région interne* s'étend jusqu'au sommet du fascicule. Les éléments sont ronds, et fortement épaissis. L'ensemble des fascicules est surmonté en dedans d'une plage collenchy-

mateuse interne formant au-dessus d'eux un revêtement cellulosique.

SOMMET DU PÉTIOLE. — Les *rayons* inter-fasciculaires subissent dans la région voisine du limbe, quelques transformations intéressantes.

La *région externe* épaissit les membranes de ses éléments. Il s'établit ainsi une certaine continuité entre les diverses plages péricyclo-libériennes. L'intensité de cet épaississement tardif, n'est jamais comparable à celle des plages elles-mêmes.

La *région moyenne* des rayons est moins épaisse qu'à la base. Il en résulte un rapprochement notable des fascicules.

L'aspect de la *région interne* est modifié par la présence de gros vaisseaux qui se différencient aux dépens des éléments qui la constituent.

Comme à la base, une plage collenchymateuse surmonte en dedans l'ensemble des fascicules et forme au-dessus d'eux un revêtement entièrement cellulosique.

Brassica oleracea.

(Crucifères.)

BASE DU PÉTIOLE. — Le pétiole de *Brassica oleracea* nous offre un nouvel exemple de faisceaux rayonnés. Ceux-ci existent sur toute la longueur du pétiole et dans les grosses nervures du limbe. Ils présentent un aspect ondulé sur une certaine partie de leur périphérie et possèdent un nombre de fascicules variant de trois à cinq.

Chaque fascicule comprend, en allant de la périphérie vers le centre : *une plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne proprement dite, un cambium, une plage ligneuse.*

La *plage péricyclo-libérienne* est fortement épaissie ; ses éléments sont variables de grandeur et de forme. Certains d'entre eux, et de préférence les plus externes, s'épaississent parfois énormément et se transforment en fibres cellulosiques.

La *bande libérienne* proprement dite est formée de vaisseaux et de parenchyme, le plus souvent sérié au voisinage du cambium.

Le *cambium* est relativement peu développé.

La *plage ligneuse* comprend du parenchyme et des vaisseaux.

Les vaisseaux sont des trachées disposées sans ordre apparent, parfois isolées, d'autres fois réunies en îlots de deux à cinq. Elles sont polygonales sur leur face externe, circulaires sur leur face interne. Leur calibre est inégal. Les plus petites occupent le sommet de chaque fascicule, les plus grandes sont au voisinage du cambium. L'ensemble des fascicules est surmonté d'une plage collenchymateuse interne, formant au-dessus d'eux un revêtement cellulosique dont certains éléments peuvent se lignifier.

Les fascicules d'un faisceau rayonné de *Brassica oleracea* sont toujours distincts les uns des autres à la base du pétiole par suite de la présence de *rayons inter-fasciculaires*. Ceux-ci possèdent un développement beaucoup plus prononcé que dans le cas précédent. Il est souvent difficile d'y reconnaître la division *en trois régions*.

La *région externe*, lorsqu'elle existe, présente les mêmes caractères que nous avons déjà décrits.

Les cellules de la *région moyenne* se sont arrondies et épaissies.

La *région interne* se trouve constituée d'éléments petits, ronds et fortement épaissis. Elle présente parfois des trachées qui se sont développées aux dépens des cellules qui composent cette région.

Sommet du pétiole. — Le faisceau rayonné présente au voisinage du limbe une constitution morphologique identiquement semblable à celle de la base.

Chaque fascicule possède encore : *une plage péricyclo-libérienne; une bande libérienne; un cambium; une plage ligneuse*. Ces diverses régions ne présentent aucune particularité intéressante. Les cellules les plus externes de la région moyenne se divisent assez souvent dans le sens tangentiel. L'apparition de ces cloisonnements se fait de préférence au niveau de l'assise cambiale. Le cambium semble ainsi se prolonger à travers les rayons, mais il est très diffus.

La *région interne* demeure constituée par de petites cellules rondes, fortement épaissies. L'aspect général en est changé par l'apparition de trachées largement ouvertes. Une plage collenchymateuse interne surmonte les fascicules et forme au-dessus d'eux un revêtement le plus souvent cellulosique.

Brassica Napus.

(Crucifères.)

Base du pétiole. — La coupe transversale de la base d'un pétiole de *Brassica napus* possède des faisceaux rayonnés et des faisceaux fusiformes.

Chaque faisceau rayonné présente sur une partie de sa périphérie un contour ondulé et comme lobé, et comprend de trois à cinq fascicules. Chaque fascicule possède de la périphérie vers le centre : *une zone péricyclo-libérienne, une bande libérienne, un cambium, une plage ligneuse.*

La plage *péricyclo-libérienne* est très fortement épaissie. Les éléments sont variables dans leur forme et leur grandeur.

La *bande libérienne* présente les caractères que nous avons déjà décrits. Le cambium est relativement peu développé.

La *plage ligneuse* est formée de parenchyme et de vaisseaux. Les éléments du parenchyme sont toujours cellulosiques et peu abondants. Les vaisseaux sont de larges trachées. Leur calibre est cependant inégal. Les plus petites occupent le sommet de chaque fascicule. Les plus grandes sont localisées au voisinage du cambium elles sont le plus souvent disposées sans ordre apparent.

Les fascicules sont toujours distincts les uns des autres à la base du pétiole grâce à la présence de rayons inter-fasciculaires. Chacun d'eux se subdivise en une *région externe, une région moyenne*, et *une région interne*. Toutes ces régions possèdent les caractères que nous avons déjà décrits au sujet du *Raphanus sativus*. Une masse collenchymateuse surmonte l'ensemble des fascicules et forme au-dessus d'eux un revêtement cellulosique interne.

Sommet du pétiole. — La coupe transversale du pétiole de *Brassica Napus* nous présente encore des faisceaux fusiformes et des faisceaux rayonnés. Les faisceaux rayonnés sont identiques au point de vue morphologique à ceux que nous avons déjà décrits à la base. Chacun d'eux est composé de trois à cinq fascicules.

Chaque fascicule possède en allant de la périphérie vers le centre : *une zone péricyclo-libérienne, une bande libérienne proprement dite, un cambium* et *une plage ligneuse.* Ces diverses régions ne présentent aucune particularité remarquable.

Les rayons inter-fasciculaires seuls, subissent des transformations profondes qui amènent un changement marqué dans la morphologie du faisceau.

La *région externe* épaissit les membranes de ses éléments. Il en résulte une continuité apparente entre les diverses plages péricyclo-libériennes.

La *région moyenne* corrige le contour de ses éléments. Ceux-ci peuvent prendre au niveau du cambium des cloisonnements tangentiels. L'assise cambiale, semble de ce fait, se continuer à travers les rayons inter-fasciculaires, mais elle est très diffuse.

La *région interne* présente toujours des éléments petits, ronds et fortement épaissis. Son aspect général est modifié par la présence de trachées d'un calibre notable. Comme à la base, les fascicules sont surmontés d'une plage collenchymateuse interne entièrement cellulosique.

Crambe maritima.

(Crucifères.)

BASE DU PÉTIOLE. — Le pétiole de *Crambe maritima* présente à sa base des faisceaux fusiformes et des faisceaux rayonnés. Chaque faisceau rayonné possède sur une partie de sa périphérie un contour ondulé et comme lobé. Les fascicules sont au nombre de trois à cinq. Chacun d'eux possède de la périphérie au centre : *une plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne proprement dite, un cambium, une plage ligneuse.*

La *plage péricyclo-libérienne* est toujours fortement épaissie et cellulosique.

La *bande libérienne* se compose de vaisseaux et de parenchyme, le plus souvent sérié au voisinage du cambium.

Le *cambium* est relativement développé.

La *plage ligneuse* comprend du parenchyme et des vaisseaux.

Le parenchyme ligneux est presque toujours cellulosique. Il est abondant. Les vaisseaux sont des trachées. Leur contour

externe est polygonal, leur contour interne circulaire. Elles sont disposées sans ordre, isolées ou réunies en îlots de deux à cinq. Leur calibre est variable. Les plus petites occupent le sommet de chaque fascicule; les plus grandes sont situées au voisinage du cambium. La plage collenchymateuse qui recouvre à l'intérieur l'ensemble des fascicules, présente certaines variations intéressantes qu'il est utile de signaler. Dans la plupart des cas ce revêtement possède les caractères que nous avons indiqués. Mais assez souvent il est constitué par une masse de cellules à parois minces, incomplètement entourées d'une bande collenchymateuse dont certains éléments peuvent se lignifier.

Les fascicules sont distincts les uns des autres à la base du pétiole de *Crambe maritima*. Les rayons inter-fasciculaires présentent les *trois régions* fondamentales.

La *région externe* formée de grandes cellules à parois minces, s'étend de la périphérie au niveau externe de la plage cambiale.

La *région moyenne* comprend des éléments rectangulaires, allongés radialement. Les plus externes peuvent prendre des cloisons tangentielles. Il en résulte une sorte de continuité du cambium à travers les rayons inter-fasciculaires. On y décèle parfois des traces de lignification. La région interne comprend des cellules petites, rondes, fortement épaissies.

Sommet du pétiole. — Les faisceaux fusiformes et les faisceaux rayonnés se retrouvent au sommet du pétiole; il ne se produit aucune modification importante au voisinage du limbe, en ce qui concerne la morphologie générale du faisceau royonné, la disposition et la structure des fascicules.

Les rayons inter-fasciculaires sont seuls à subir des transformations.

La *région externe* ne s'épaissit généralement pas, et de ce fait, demeure distincte des plages péricyclo-libériennes.

La *région interne* est fortement épaissie et cellulosique; son aspect général est parfois modifié par l'apparition de trachées relativement grandes qui se différencient aux dépens des cellules de cette région.

Cochlearia Armoracia L.

(Crucifères.)

Base du pétiole. — La base du pétiole de *Cochlearia Armoracia*, possède des faisceaux rayonnés présentant certaines modifications intéressantes.

Leur périphérie est ondulée sur une grande étendue. Les fascicicules sont au nombre de quatre à cinq par faisceaux. Chacun d'eux comprend en allant de la périphérie vers le centre; *une plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne proprement dite, un cambium, une plage ligneuse.*

La *plage péricyclo-libérienne* très développée, possède des éléments fortement épaissis et lignifiés.

La *bande libérienne* d'épaisseur très réduite, est formée de vaisseaux et de parenchyme, le plus souvent sérié au voisinage du cambium.

Le *cambium* est épais.

La *plage ligneuse* comporte deux sortes d'éléments : des vaisseaux et des cellules parenchymateuses. Les vaisseaux sont des trachées réparties le plus souvent sans ordre, isolées ou réunies en îlots de trois à quatre. Leurs contours interne et externe, sont polygonaux. Leur calibre est variable. Les plus petites occupent le sommet de chaque fascicule; les plus larges sont localisées dans la région moyenne. Le parenchyme ligneux, le plus souvent très abondant, est cellulosique.

Les fascicules d'un faisceau rayonné de la base d'un pétiole de *Cochlearia Armoracia* sont distincts les uns des autres par suite de la présence de *rayons inter-fasciculaires*. Chacun de ces rayons possède les trois régions fondamentales avec les caractères généraux qui leur sont inhérents. La *région interne* peut dans certains cas comporter des trachées, dont la présence modifie sensiblement sa manière d'être générale.

L'ensemble des fascicules est surmonté en dedans d'un massif collenchymateux formant au dessus d'eux un revêtement cellulosique, mais où l'on peut cependant rencontrer des éléments lignifiés.

Sommet du pétiole. — La structure anatomique d'un faisceau rayonné considéré au voisinage du limbe ne comporte aucune

nue formant ainsi une zone annulaire. La région moyenne des rayons inter-fasciculaires peut prendre dans quelques cas des cloisons tangentielles. Le bois, ainsi que le cambium se continue à travers les rayons inter-fasciculaires; mais il est très diffus.

Lepidium campestre.

Crucifères.

Le *pétiole* de *Lepidium campestre* possède dans toute son étendue neuf faisceaux libéroligneux. Le médian seul est un faisceau rayonné; les huit autres sont plus ou moins fusiformes.

Ce faisceau rayonné présente à tous les niveaux une structure anatomique identique. Nous l'étudierons en coupe transversale dans la région moyenne de l'organe.

Le faisceau rayonné comprend trois fascicules.

Chacun d'eux possède: *une plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne, un cambium, une plage ligneuse.*

La *plage péricyclo-libérienne* est fortement épaissie, ses éléments sont petits, ronds, et presque tous lignifiés.

La *bande libérienne* est assez développée: elle présente des vaisseaux et du parenchyme; le tout légèrement collenchymateux.

Le *cambium* est excessivement réduit.

La *plage ligneuse* possède des vaisseaux et du parenchyme. Les vaisseaux sont des trachées. Elles ont un contour circulaire sur leurs deux faces. Leur calibre est en général petit. Le parenchyme ligneux est irrégulièrement distribué çà et là. Il est cellulosique.

Les *rayons inter-fasciculaires* ne possèdent plus les trois *régions* que nous leur avons reconnues partout ailleurs. La *région externe* subsiste cependant, avec ses éléments grands à parois minces et toujours cellulosiques. La *région moyenne* s'épaissit fortement; quant à la *région interne* elle est complètement envahie par des formations ligneuses qui établissent une continuité absolue entre les diverses plages ligneuses des fascicules.

L'ensemble des fascicules est surmonté d'un revêtement collenchymateux, cellulosique sur sa périphérie interne, et lignifié partout ailleurs.

Barbarea vulgaris.

(Crucifères.)

Le pétiole de *Barbarea vulgaris* comprend neuf faisceaux libéro-ligneux. Le médian seul semble posséder la structure rayonnée ; tous les autres sont franchement fusiformes.

L'individualité de chaque fascicule est extrêmement amoindrie ; aussi l'observateur éprouve-t-il une certaine peine à diagnostiquer la forme rayonnée.

Les *plages péricyclo-libériennes* sont lignifiées en partie ; les autres régions possèdent les caractères généraux que nous avons si souvent décrits.

Les *rayons interfasciculaires* sont entièrement transformés. Ils sont excessivement réduits et on n'y distingue plus aucune division. La démarcation des trois régions fondamentales ne peut être établie.

L'ensemble des fascicules est surmonté d'une masse collenchymateuse cellulosique sur sa périphérie interne, lignifiée partout ailleurs. Cette dernière région est de forme triangulaire.

Sisymbrium officinale et Teesdalia nudicaulis.

(Crucifères.)

Dans l'un comme dans l'autre de ces deux pétioles, la structure rayonnée a totalement disparu. Tous les faisceaux sont franchement fusiformes, depuis la base du pétiole jusqu'au voisinage du limbe. Il est intéressant de constater l'absence de faisceaux rayonnés dans le pétiole de certaines Crucifères (1) et particulièrement chez celles dont le pétiole est mince et peu développé.

Lunaria annua.

(Crucifères.)

Nous retrouvons dans le pétiole de *Lunaria annua* les faisceaux fusiformes et rayonnés.

---

(1) M. Petit parait en avoir fait un caractère de famille (nº 35, p. 181).

Le faisceau médian possède cette dernière structure. Il présente sur une certaine portion de sa périphérie, un contour ondulé, et comme lobé. Les fascicules sont au nombre de trois. Chacun d'eux possède en allant de la périphérie vers le centre : *une plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne proprement dite, un cambium, une plage ligneuse.*

La *plage péricyclo-libérienne* est réduite à quelques éléments. Ceux-ci sont grands, assez épaissis, et cellulosiques.

La *bande libérienne* est très développée, elle est formée de parenchyme et de vaisseaux. Le *cambium* est très réduit.

La plage ligneuse possède de nombreuses trachées à contour circulaire. Elles sont d'un calibre inégal : les plus petites occupent le sommet de la plage, les plus grandes sont localisées au voisinage du cambium. Le parenchyme ligneux est entièrement cellulosique et peu abondant.

L'ensemble des fascicules est surmonté d'un amas de grandes cellules assez épaissies et dépourvu de toute trace de lignification.

Les *rayons inter-fasciculaires* présentent en général les trois régions fondamentales que nous y avons établi dès l'origine.

La région *externe* comporte toujours de grandes cellules non épaissies et cellulosiques. La *région moyenne* présente très rarement les cloisonnements tangentiels que nous avons remarqués dans certains cas. Enfin la région interne est le plus souvent envahie par des formations ligneuses dont la présence modifie profondément l'aspect général de cette région.

Erucastrum obtusangulum.

(Crucifères.)

Le pétiole d'*Erucastrum obtusangulum* présente dans sa région moyenne quinze faisceaux libéro-ligneux. Trois d'entre eux possèdent la structure rayonnée. Le médian est surtout remarquable à ce point de vue. Les autres faisceaux sont fusiformes. Chaque faisceau rayonné possède trois fascicules. Chaque fascicule comprend de la périphérie vers le centre : *une plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne, un cambium, une plage ligneuse.*

La *plage péricyclo-libérienne* est très développée. Elle est fortement épaissie.

La *bande libérienne* comprend des vaisseaux et du parenchyme sérié au voisinage du cambium.

Le *cambium* est fort peu développé.

La *plage ligneuse* possède de nombreuses trachées à contour circulaire et disposées sans ordre.

L'ensemble des fascicules est surmonté d'une masse collenchymateuse, cellulosique à sa périphérie, lignifiée partout ailleurs. Deux petits amas libériens sont latéralement et symétriquement placés par rapport à cet amas auquel ils sont, d'ailleurs contigus.

Les rayons inter-fasciculaires possèdent les trois régions fondamentales.

La *région externe* est formée de grands éléments cellulosiques, légèrement épaissis ; la *région moyenne* est entièrement lignifiée. La *région interne* est de bonne heure envahie par des formations ligneuses qui transforment complètement sa manière d'être générale.

Cette structure des faisceaux rayonnés du pétiole de l'*Erucastrum obtusangulum* est la même au sommet et à la base. Une seule modification apparait à ce dernier niveau. La *région interne* des rayons inter-fasciculaires est dépourvue de trachées; les fascicules sont, de ce fait, distincts les uns des autres, à la base du pétiole.

Hirschfeldia adpressa.

(Crucifères.)

Le pétiole d'*Hirschfeldia adpressa* comprend en son milieu sept faisceaux libéro-ligneux. Trois d'entre eux sont franchement rayonnés ; les autres sont fusiformes.

Chaque faisceau rayonné possède trois fascicules, dans chacun desquels on distingue : *une plage péricyclo-libérienne*, *une bande libérienne* proprement dite, un *cambium*, une *plage ligneuse*.

La *zone péricyclo--libérienne* est fortement épaissie ; le *cambium* est très peu développé. La *plage ligneuse* comprend du

parenchyme et des vaisseaux. Les cellules parenchymateuses sont abondantes et cellulosiques. Les vaisseaux sont des trachées. Leur contour externe est polygonal, leur contour interne circulaire. Elles sont réparties sans ordre. Leur calibre est variable. Les plus petites occupent l'extrémité interne de chaque fascicule ; les plus grandes sont localisées dans le voisinage du cambium. Un massif de cellules légèrement épaissies recouvre l'ensemble des fascicules et forme au-dessus d'eux un revêtement entièrement cellulosique.

Les *rayons inter-fasciculaires* possèdent les trois régions que nous leur avons reconnu dans la plupart des cas. Chacune d'elles épaissit légèrement ses éléments. La *région interne* ne possède jamais de trachées ; de telle sorte que l'individualité de chaque fascicule est partout distincte.

Cardamine impatiens.

(Crucifères.)

Nous retrouvons sept faisceaux libéro-ligneux dans la région moyenne du pétiole de *Cardamine impatiens*. Le faisceau médian seul, possède la structure rayonnée. Il comprend trois fascicules, distincts les uns des autres à tous les niveaux. Chaque fascicule possède de la périphérie vers le centre : *une plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne, un cambium, une plage ligneuse.*

La *plage péricyclo-libérienne* est formée de grandes cellules franchement polygonales épaissies et lignifiées. La *région libérienne* proprement dite, est très développée. Le *cambium* au contraire est relativement restreint. La *plage ligneuse* offre les caractères que nous lui connaissons déjà. L'ensemble des fascicules est surmonté d'un massif collenchymateux, cellulosique sur sa périphérie interne, lignifié partout ailleurs. La région lignifiée est de forme triangulaire.

Les *rayons inter-fasciculaires* sont profondément modifiés.

La *région externe* est formée de grands éléments cellulosiques dont les plus externes s'épaississent fortement. Les autres demeurent minces. Les plages péricyclo-libériennes sont ainsi réunies entre elles, du moins partiellement. La région moyenne

est entièrement lignifiée. Enfin la *région interne* possède les caractères anatomiques que nous lui connaissons déjà. Elle est lignifiée.

RÉSUMÉ. — On voit, d'après les exemples divers que nous venons d'étudier, combien constante et homogène est en somme la structure des faisceaux rayonnés, combien aussi cette structure distingue nettement ces formations des faisceaux ordinaires. Il s'agit donc bien de formes autonomes, dont nous pouvons donner maintenant les caractères généraux.

III. — Caractères anatomiques des faisceaux rayonnés proprement dits.

C'est à la base du pétiole que les faisceaux rayonnés présentent leur structure la plus typique. Ces faisceaux possèdent toujours, au moins sur une partie de leur périphérie, un contour ondulé et comme lobé. Ils sont formés de *fascicules* disséminés à l'intérieur d'une masse parenchymateuse dans laquelle la petitesse des des éléments et l'épaisseur des parois tranchent d'une manière très nette avec la grandeur, l'aspect sinueux et la minceur des parois des cellules du parenchyme général. *Celui-ci ne forme jamais une gaine particulière autour des faisceaux rayonnés.* Le nombre de ces fascicules n'est pas fixe. Certains faisceaux peuvent en posséder jusqu'à six ; mais le cas le plus fréquent est trois à quatre. La forme du faisceau rayonné dépend du nombre de ces fascicules : plus ils sont nombreux, plus le faisceau se rapproche d'un cercle lobé complet.

Chaque fascicule présente en coupe transversale un aspect fusiforme et possède à la base du pétiole, en allant de la périphérie au centre : une *plage péricyclo-libérienne, une bande libérienne* proprement dite, *un cambium, une plage ligneuse,* enfin, *une plage collenchymateuse* interne, commune aux fascicules. Ces régions sont sujettes à des modifications variant avec les espèces. La plage *péricyclo-libérienne* a la forme d'un croissant. Elle est généralement épaissie ; mais dans certains cas les membranes de ses éléments demeurent véritablement minces et peuvent alors se lignifier *(Crambe maritima, Cardamine*

impatiens, etc.). La *bande libérienne* ne comprend jamais que des tubes criblés et du parenchyme plus ou moins sérié au voisinage du cambium qui se trouve situé à la limite des plages libériennes et ligneuses primitives.

Le *cambium* est assez épais et possède des cloisonnements simultanés à différents niveaux.

La *plage ligneuse* n'a jamais comme vaisseaux que des trachées. Celles-ci, tantôt complètement isolées, tantôt unies par petits groupes de trois à quatre, sont plongées au milieu d'un parenchyme fondamental le plus souvent cellulosique. D'ordinaire ces trachées sont à parois assez épaisses et à cavité circulaire sauf dans *Cochlearia*. Les plus petites sont localisées au sommet de chaque fascicule au contact de la plage collenchymateuse interne. Cette dernière ressemble à une moelle dans les faisceaux rayonnés complets ; dans les autres, elle forme une couche latérale où convergent les fascicules. La *plage collenchymateuse interne* est généralement cellulosique. Dans certains cas cependant (*Erucastrum*, *Cardamine*, etc.), cette plage, cellulosique sur sa périphérie, se lignifie partout ailleurs. La région lignifiée affecte le plus souvent la forme d'un triangle.

Chaque fascicule est séparé de son voisin par des *rayons inter-fasciculaires*, dans lesquels on reconnaît généralement trois grandes régions. (Voir figure 8.)

La *région externe* s'étend de la périphérie au cambium. Elle se compose d'éléments ronds relativement grands, possédant des parois minces, et se rapprochant de très près, par leur structure, des éléments du parenchyme général.

La *région moyenne* s'étend du cambium jusqu'au voisinage du sommet de chaque fascicule. Elle possède des éléments plus ou moins rectangulaires allongés radialement. Leurs membranes sont parfois légèrement épaissies.

Les cellules de la *région interne*, petites et rondes, sont fortement épaissies et paraissent continuer la plage collenchymateuse interne dans l'intervalle des fascicules. Cette structure particulière aux faisceaux nettement individualisés, n'existe qu'à la base du pétiole.

Sommet du pétiole. — L'aspect général des faisceaux rayonnés varie très peu au sommet du pétiole. Ils sont frappés cependant

de certaines modifications intéressant plus particulièrement les rayons inter-fasciculaires. Au sommet comme à la base, le faisceau rayonné présente un contour ondulé, au moins sur une certaine portion de la périphérie. On y distingue les mêmes régions fondamentales. Les fascicules y présentent la même structure générale, mais il n'en est pas de même des rayons. Ceux-ci subissent des modifications profondes à trois niveaux différents : à l'intérieur, au milieu, et près du centre.

1° Les cellules de la *région externe* de chaque rayon s'épaississent fortement. Il s'établit ainsi une certaine continuité entre les diverses plages péricyclo-libériennes. L'intensité de cet épaississement tardif n'est cependant jamais comparable à celle des plages elles-mêmes. Cette simple différence suffit pour permettre de reconnaître l'existence des fascicules et, par conséquent, de diagnostiquer la forme rayonnée. Dans le cas où les plages péricyclo-libériennes se lignifient, cette lignification s'étend latéralement aux éléments des rayons et produit un cercle scléreux complet.

2° Dans la *région moyenne* des rayons, les cellules modifient leur forme rectangulaire ; elles s'allongent le plus souvent en arrondissant leurs angles. Les plus externes prennent des cloisons tangentielles nombreuses. Le cambium semble ainsi se prolonger à travers les rayons, mais il est très diffus et n'engendre jamais du bois et du liber. Du reste, l'existence de cette multiplication cellulaire est un fait constant. Il en est de même de la forme des éléments. Ceux-ci peuvent rester rectangulaires et même se lignifier. *(Crambe maritima.)*

3° La *région interne* des rayons est aussi le plus souvent profondément modifiée par l'apparition tardive des trachées aux dépens des éléments qui la constituent. Il s'établit ainsi une certaine continuité entre les parties internes des plages ligneuses des fascicules.

On voit combien les rayons sont profondément modifiés dans les régions supérieures du pétiole. C'est à cause de ces modifications qu'il est préférable d'examiner la base pour reconnaître avec certitude la structure rayonnée.

IV. — Développement des faisceaux rayonnés.

Origine et développement. — Quand on examine, en coupe transversale, la base d'un très jeune pétiole de *Brassica oleracea*, de *Raphanus sativus*, de *Crambe maritima*; etc., etc., on y distingue trois régions fondamentales. La première est l'épiderme; la deuxième, le méristème cortical: la troisième, le méristème vasculaire. Les cloisonnements sont toujours radiaux pour les deux premières; ils s'opèrent dans toutes les directions pour la troisième. L'activité de cloisonnement dans le méristème vasculaire se ralentit peu à peu, de sorte que les cellules y sont de plus en plus grandes, sauf en certaines plages où ils se maintiennent très actifs et engendrent des cordons de procambium. *Chaque cordon présente en coupe transversale, la forme d'un cercle, et non celle d'un fuseau comme dans les faisceaux fusiformes.* Les cellules du méristème vasculaire qui entourent ces cordons, se disposent autour d'eux en séries concentriques. Certains de leurs éléments se dédoublent par l'apparition de cloisonnements tangentiels.

Bientôt après, les cloisonnements se ralentissent aussi à l'intérieur de ces cordons cylindriques de procambium, sauf dans un certain nombre de plages allongées disposées en cercle rayonnant: ces plages sont les petits procambium particuliers des fascicules fusiformes que contiendra le faisceau rayonné. Dans la région externe de chacun de ces fuseaux de procambium, il apparaît un îlot libérien. Les cellules situées en dedans de chaque îlot s'accroissent alors radialement et prennent des cloisons tangentielles. Elles engendrent des séries radiales convergeant vers un centre. Ce centre est commun à tous les fascicules et peut coïncider ou non avec le centre du faisceau.

Différenciation. — A mesure que les fascicules avancent en âge, les diverses régions qui les constituent évoluent, se transforment et arrivent à posséder les caractères que nous avons étudiés à l'état adulte. Une assise de cellules sépare le premier tube criblé de la périphérie du fascicule. Elle représente un *péricycle* rudimentaire. Cette assise se cloisonne activement dans

tous les sens. Les cellules qui en résultent grandissent, repoussent puis écrasent les éléments du méristème vasculaire qui les surmontent, et enfin s'épaississent fortement. Les cellules de l'ilot libérien subissent aussi des cloisonnements nombreux et variés, puis se transforment en vaisseaux et en parenchyme.

Le liber primitif ne tarde pas à être frappé à son tour d'un épaississement partiel ou total et contribue ainsi à la différenciation plus accentuée de la plage péricyclo-libérienne.

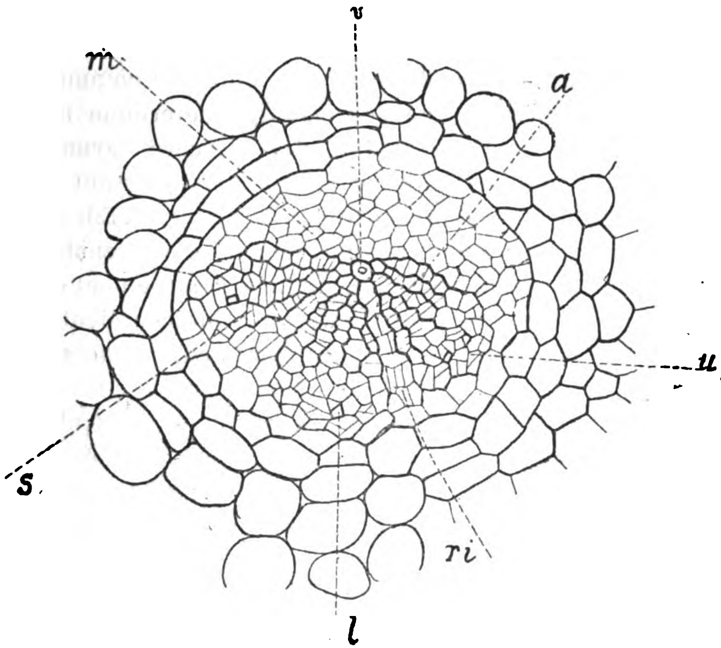


Figure 9. — Développement d'un faisceau rayonné composé de trois fascicules, aux dépens d'un cordon de procambium circulaire en coupe transversale. Coupe effectuée dans un très jeune pétiole de *Brassica Oleracea*. — *l*. Tube criblé; *u*. Future zone péricyclo-libérienne; *s*. Séries préligneuses; *a*. Plage préligneuse; *m*. Tissu procambial non différencié en bois et en liber et qui donnera naissance à la plage.

Pendant ce temps il se produit au-dessous du liber un accroissement radial puissant qui engendre des séries rayonnantes à l'intérieur de chaque fascicule. Cet accroissement est accompagné de divisions tangentielles simultanées et successives dans tous les éléments. Il en résulte une élongation du fascicule qui repousse, vers l'extérieur, la plage péricyclo-libérienne non encore épaissie à ce moment.

Les cloisonnements se localisent bientôt dans le voisinage du liber et finalement représentent un *cambium* proprement dit qui produit du liber vers l'extérieur et du bois vers l'intérieur.

Mais bien avant que cette localisation ait lieu, les premières trachées sont apparues. Elles se différencient toujours d'abord à l'intérieur des files radiales, soit tout à fait au sommet, soit à certaine distance, de sorte que le faisceau rayonné est ensuite pourvu d'une pseudo-moelle plus ou moins développée. Les premières trachées sont petites et à parois épaissies. Il s'en produit ensuite de plus extérieures et leur calibre augmente.

Nous pouvons nous rendre compte maintenant,en nous basant sur le développement, de la cause qui détermine la forme ondulée que présente le contour des faisceaux rayonnés. Les plages péricyclo-libériennes partielles, en grandissant, forment des protubérances au sein du parenchyme général. Elles sont, de plus, tout entières enfoncées au sein de ce parenchyme par l'activité du cambium, ce qui augmente le déplacement et accentue la lobulation. Au contraire, les rayons inter-fasciculaires en général ne possèdent qu'un accroissement tangentiel sans aucune élongation radiale. Il en résulte que les rayons sont courts, ils restent au fond des sillons, entre les fascicules beaucoup plus allongés.

Les plages péricyclo-libériennes des fascicules se trouvent alors séparées les unes des autres, par des cellules appartenant non aux rayons médullaires proprement dits, mais au parenchyme général. Ainsi s'explique la différence d'aspect si nette que présente le parenchyme inter-fasciculaire adulte, quand on compare la région qui appartient au faisceau avec celle qui en est indépendante.

Quant à la plage collenchymateuse interne qui surmonte l'ensemble des fascicules et qui forme au-dessus d'eux un revêtement le plus souvent cellulosique, elle est entièrement formée par du *tissu procambial qui n'a pris aucune différenciation vasculaire*. (Voir figure 9.)

Dans le cas où les fascicules forment un cercle complet, ce tissu procambial non différencié engendre une pseudo-moelle. Dans celui où le cercle est incomplet, ce tissu d'origine procambiale confine au parenchyme général du pétiole ; mais il en reste toujours nettement distinct par sa structure.

V. — Pseudo-Faisceaux rayonnés.

La définition que M. L. Petit a donnée des faisceaux rayonnés nous a suggéré la pensée de créer le groupe des *pseudo-faisceaux rayonnés*. Les caractères anatomiques de cette forme fasciculaire n'ont rien de général. En effet, nous avons donné le nom de *pseudo-faisceaux rayonnés à des groupements, formés par un ensemble de faisceaux fusiformes distincts les uns des autres, et disposés suivant les rayons d'une circonférence*. Or nous savons combien sont différentes et profondes les modifications subies par un faisceau fusiforme, suivant qu'on l'envisage dans une même plante ayant végété dans des régions et sur des sols différents, ou bien qu'on l'étudie dans des espèces appartenant à diverses familles. Ces modifications anatomiques permanentes entraînent forcément pour la forme pseudo-rayonnée, des changements profonds dans son aspect général.

Certains caractères permettent cependant de distinguer les vrais faisceaux rayonnés des faux. D'abord ceux-ci ne présentent jamais soit sur une partie de leur périphérie, soit sur leur périphérie tout entière, un contour ondulé et comme lobé. De plus les rayons inter-fasciculaires sont formés partout et toujours d'éléments se rapprochant beaucoup des éléments du parenchyme général par leurs caractères anatomiques et par leur forme. Enfin, l'ensemble des faisceaux fusiformes n'est jamais surmonté d'un revêtement collenchymateux interne.

Ces quelques caractères suffisent pour diagnostisquer un faux faisceau rayonné.

Un des types les plus remarquables de cette forme fasciculaire nous est fourni par la base du pétiole de *Platanus (P. occidentalis* ou *P. orientalis)*. Les faisceaux fusiformes sont au nombre de quatre à cinq, pour chaque pseudo-faisceau rayonné, et disposés suivant les rayons d'un cercle. Chacun d'eux possède *une plage péricyclo-libérienne, un cambium, une plage ligneuse*.

La plage *péricyclo-libérienne* est fortement développée, très épaisse et cellulosique.

La *bande libérienne* est relativement épaisse, elle est formée

de vaisseaux et de parenchyme, sériés au voisinage du cambium. Le *cambium* est très réduit. La *plage ligneuse* comprend des trachées et du parenchyme. Les trachées sont peu abondantes, le parenchyme au contraire est très développé. Les trachées existent seulement à une certaine distance du sommet du faisceau fusiforme. Il en résulte pour chacun d'eux un petit amas de cellules non différenciées, le plus souvent épaissies, et grâce auquel s'opère la contiguïté interne des faisceaux fusiformes.

Les *rayons inter-fasciculaires* se composent d'éléments présentant les caractères spécifiques des cellules de parenchyme général et par conséquent ne peuvent être comparés aux rayons interfasciculaires des vrais faisceaux rayonnés.

CHAPITRE III

Faisceaux concentriques.

Les *Faisceaux concentriques* constituent la troisième des formes anormales que nous nous sommes proposé d'étudier dans ce travail. Ils forment un des groupes les plus intéressants, tant au point de vue de leur structure anatomique que de leur mode de développement.

D'une manière générale, on a désigné sous le nom de faisceaux concentriques (1), des faisceaux *arrondis*, dans lesquels le liber et le bois peuvent occuper soit la périphérie soit le centre des faisceaux. Cette définition, d'une signification très large, réunit sous un même nom deux formes qui diffèrent profondément l'une de l'autre.

Si, par exemple, nous essayons d'établir le moindre parallèle entre la forme concentrique vraie, telle que De Bary, Hérail, etc., l'ont définie, et la forme qui possède un liber interne et un bois périphérique, nous ne tarderons pas à nous apercevoir que c'est là chose impossible, et qu'une scission s'impose entre ces deux formes vasculaires, si différentes au point de vue de leur structure anatomique et de la disposition des diverses régions qui les constituent.

L'étude que nous allons faire de ces formes, nous apprendra que les faisceaux concentriques proprement dits, dérivent toujours d'un seul cordon de procambium, circulaire en coupe transversale. Ce cordon évolue dans la suite de manière à donner naissance à une plage péricyclo-libérienne, à une plage libé-

(1) de Bary, nº 2, p. 352 et suivantes.
Hérail, nº 25, p. 278 et 279.
Petit, nº 25, p. 169.
Thouvenin, nº 43, p. 34, planche 7.
Van Tieghem, nº 44, b, p. 760.

rienne proprement dite, à une plage ligneuse et à une moelle. L'ensemble de ces diverses régions, toujours disposées en couronne, est entouré d'une gaine.

Au contraire, les faisceaux concentriques à bois externe et à liber interne, dérivent de la réunion de plusieurs cordons de procambium, fusiformes, en coupe transversale, et qui, sous l'influence de conditions physiologiques qui nous échappent, ont accolé leurs régions libériennes, les diverses plages ligneuses demeurant tournées vers l'extérieur. Ces prétendus faisceaux concentriques inverses ne sont donc que des groupements particuliers de faisceaux fusiformes ordinaires ; on peut les appeler *pseudo-faisceaux concentriques inverses*. Je n'ai jamais rencontré de vrais faisceaux concentriques *inverses* dérivant d'un seul cordon de procambium. Cependant la chose est possible en théorie. Les seuls que j'ai pu observer sont des faisceaux concentriques normaux, à liber externe et à bois interne. Mais il existe aussi des pseudo-faisceaux concentriques à orientation normale ; nous en dirons un mot plus loin.

Il existe enfin une troisième forme de ces faisceaux, les faisceaux hémi-concentriques, c'est-à-dire des faisceaux concentriques à cercle libéro-ligneux non fermé. Nous les étudierons à part. Le chapitre actuel se divise donc en trois parties :

A. — Faisceaux concentriques vrais.
B. — Faisceaux hémi-concentriques.
C. — Pseudo-faisceaux concentriques.

Les paragraphes 1 à 5 correspondent aux faisceaux concentriques vrais.

Les paragraphes 6 à 8 correspondent aux faisceaux hémi-concentriques.

Les paragraphes 9 à 11 correspondent aux pseudo-faisceaux concentriques.

A. — FAISCEAUX CONCENTRIQUES VRAIS

Notre étude commencera par les faisceaux concentriques proprement dits, en passant tout d'abord en revue un certain nombre d'exemples de cette forme fasciculaire anormale.

I. — Étude des faisceaux concentriques dans quelques plantes.

Type : **Alchemilla vulgaris.**

(Rosacées.)

Le milieu d'un pétiole d'*Alchemilla vulgaris*, vu en coupe transversale, nous présente trois faisceaux arrondis ayant chacun l'aspect d'un cylindre central complet pourvu de sa gaîne propre. Ce sont des faisceaux concentriques, dont le médian est de beaucoup le plus développé. Ces faisceaux sont régulièrement répartis au sein d'un parenchyme méatifère où l'on aperçoit çà et là quelques mâcles isolées ou réunies en ilots de deux à quatre et localisées de préférence au voisinage des faisceaux.

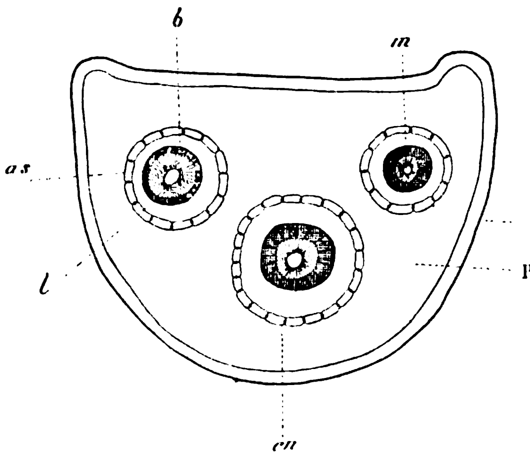


FIGURE 10. Coupe transversale effectuée dans la région moyenne d'un pétiole adulte d'*Alchemilla vulgaris* montrant trois faisceaux concentriques. — *p*. Parenchyme général du pétiole ; *cn*. Gaine d'un faisceau concentrique avec épaississements latéraux lignifiés ; *l*. Zone péricyclo-libérienne et liber proprement dit ; *as*. Anneau scléreux périphérique de la plage ligneuse ; *b*. Bois ; *m*. Moelle.

Chaque faisceau concentrique possède, en allant de la périphérie vers le centre : une *gaine*, une zone *péricyclo-libérienne*, une *bande libérienne* proprement dite, une *plage annulaire ligneuse*, une *moelle*.

La *gaine* est formée de petites cellules régulièrement quadrangulaires, épaissies latéralement et amylifères. Elle entoure complètement le faisceau.

La *zone péricyclo-libérienne* forme un anneau complet et régulier, non ondulé comme dans les faisceaux rayonnés; elle est légèrement épaissie.

La *bande libérienne* proprement dite est formée de vaisseaux et de parenchyme. Elle est rigoureusement annulaire, ne possède pas de formations ligneuses et n'est jamais interrompue par la présence de rayons médullaires.

La *plage ligneuse* est limitée, à sa périphérie externe, par un anneau de sclérenchyme assez épais contre lequel viennent s'appuyer les séries radiales des trachées. Elle est formée de vaisseaux et de parenchyme.

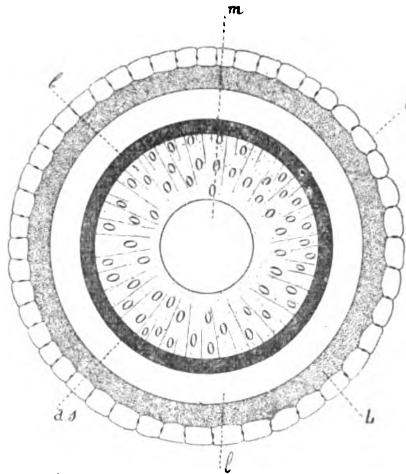


FIGURE 11. — Faisceau concentrique schématique d'*Alchemilla vulgaris* montrant les diverses régions qui la composent. *e.* Gaine, *L.* Zone péricyclo-libérienne; *l.* Liber; *as.* Anneau scléreux périphérique de la plage ligneuse; *b.* Bois; *m.* Moelle.

Les vaisseaux sont des trachées disposées en files radiales égales en longueur et convergeant toutes vers un même centre. Ces trachées possèdent un calibre inégal. Les plus petites occupent le sommet de chaque file, les plus grandes sont localisées au voisinage de l'anneau scléreux périphérique. Les files radiales des trachées peuvent se toucher latéralement, mais dans la plupart des cas, il existe entre elles de minces bandes parenchymateuses. Le parenchyme intervasculaire est très peu abondant. Il est complètement lignifié.

La *moelle* est fortement épaissie. Les éléments en sont petits. On n'y décèle jamais la présence de formations cristallines, du moins je n'en ai pas rencontré.

La structure que nous venons de décrire existe pour tous les pétioles d'*Alchemilla vulgaris* : ceux de la hampe florale comme ceux de la souche. La seule différence à signaler entre ces feuilles porte sur la moelle. Elle est d'un volume plus restreint et en même temps plus épaissie dans les faisceaux concentriques des feuilles de la hampe florale.

Quand on examine les faisceaux concentriques à la base même du pétiole, on remarque un changement profond dans leur forme. Les anneaux péricyclo-libériens et ligneux s'interrompent du côté de la face supérieure de l'organe. Cette interruption s'accentue de plus en plus à mesure qu'on se rapproche de la base. Chaque faisceau concentrique se trouve ainsi transformé vers la base en un faisceau *hémi-concentrique* dont nous étudierons plus loin les caractères anatomiques.

Un massif d'éléments à parois légèrement épaissies et cellulosiques remplit le vide laissé dans cette région par la disparition du liber et du bois.

Cercis siliquastrum.

(Légumineuses.)

Base du pétiole. — La coupe transversale effectuée à une petite distance de la base du pétiole de *Cercis siliquastrum* nous montre un système vasculaire central en forme d'anneau aplati du côté de la face supérieure du pétiole. Cet anneau est en voie de régression du même côté. Un peu plus bas, il se transforme complètement en un arc largement ouvert.

Milieu du pétiole. — La figure 12 nous montre la forme remarquable qu'affecte le système vasculaire de la région moyenne du pétiole. On y reconnaît tout d'abord l'existence de deux faisceaux concentriques dont la constitution anatomique diffère profondément de celle que nous avons rencontrée jusqu'ici. Presque toutes les régions fondamentales sont diffuses. Seules la plage ligneuse et la moelle jouissent d'une individualité bien nette. La plage ligneuse est annulaire, elle comprend du parenchyme et des faisceaux. Le parenchyme, relativement abondant, y est lignifié. Les vaisseaux sont de larges trachées disposées en séries radiales convergentes. Ces séries sont de longueur à peu près égales. La moelle assez restreinte est formée de petits éléments ronds, légèrement épaissis ; elle est cellulosique.

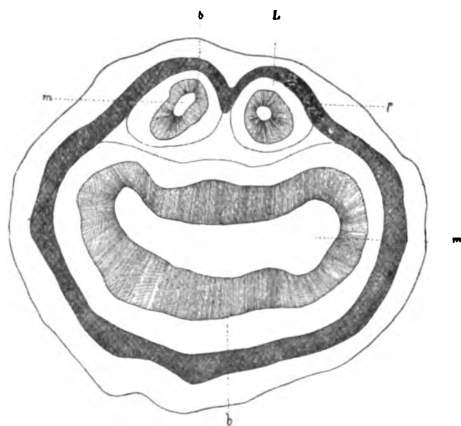


Figure 12. — Coupe transversale d'un pétiole adulte de *Cercis siliquastrum* montrant la disposition du système libéro-ligneux dans la région moyenne de l'organe Deux faisceaux concentriques surmontent le système central. *p.* Anneau péricyclique scléreux enveloppant tout le systeme vasculaire ; *l.* Zone péricyclo-libérienne ; *b.* Bois ; *m.* Moelle.

Sommet du pétiole. — Le système vasculaire de *Cercis siliquastrum* affecte au voisinage du limbe une nouvelle forme, très intéressante. Nous y reconnaissons l'existence de deux faisceaux concentriques. Chacun d'eux possède en allant de la périphérie

vers le centre : *une gaine, une zone péricyclo-libérienne, une bande libérienne, une plage ligneuse, une moelle*. La *gaine* est formée par une assise de cellules du parenchyme général ; elle ne possède aucun des caractères spécifiques que nous avons déjà rencontrés. La *zone péricyclo-libérienne* est fortement épaissie. Elle forme un anneau complet qui n'est jamais interrompu par la présence de rayons médullaires. La *bande libérienne* proprement dite comprend du parenchyme et des vaisseaux. Elle est annulaire et se trouve très souvent interrompue grâce à l'existence fréquente de minces rayons médullaires.

La *plage ligneuse* possède du parenchyme et des vaisseaux. Les éléments parenchymateux sont relativement épaissis et lignifiés. Les trachées ont une disposition radiale et convergente. Les files sont contiguës latéralement et forment des paquets inégaux, séparés les uns des autres par de minces rayons médullaires cellulosiques qui sont en parfaite continuité avec ceux du liber. La moelle, très développée, est fortement épaissie.

Alchemilla straminea.

(Rosacées.)

FEUILLE DE LA SOUCHE. — Le pétiole de la feuille de souche d'*Alchemilla straminea*, possède trois faisceaux concentriques répartis au sein du parenchyme général. Celui-ci contient de nombreuses mâcles réunies en îlots ou isolées, et localisées de préférence au voisinage des faisceaux. Chaque faisceau comprend de la périphérie au centre : *une gaine, une zone péricyclo-libérienne, une bande libérienne, une plage ligneuse, une moelle*.

La gaine est formée d'éléments régulièrement quadrangulaires, petits, épaissis latéralement et amylifères.

La zone péricyclo-libérienne forme un anneau complet; elle est assez développée. Certains de ses éléments s'épaississent fortement, se lignifient, et forment au-dessous de la gaine une bande scléreuse assez importante.

Le liber proprement dit est composé de vaisseaux et de parenchyme. Le parenchyme est abondant ; les membranes des élé-

ments qui le constituent sont minces et toujours cellulosiques. La couronne libérienne proprement dite n'est jamais interrompue par la présence de rayons médullaires.

La plage ligneuse est annulaire. Elle est limitée à sa périphérie externe par un anneau de sclérenchyme beaucoup plus développé que dans le cas précédent. Les files de trachées, égales en longueur, convergent vers un même centre qui coïncide avec le centre du faisceau. Les trachées sont d'un calibre inégal. Les plus petites occupent le sommet des files radiales; les plus grandes sont localisées au voisinage de l'anneau scléreux périphérique. Le parenchyme ligneux existe çà et là.

La moelle est assez développée ; elle comporte des éléments petits, à parois minces et légèrement ondulées. Le pétiole de la feuille de la hampe florale présente à peu près les mêmes caractères. La moelle est très peu développée et fortement épaissie.

Les faisceaux concentriques du pétiole d'*Alchemilla straminea* se transforment en faisceaux *hémi-concentriques* vers la base de l'organe. Cette transformation se fait par disparition partielle de liber et de bois du côté de la face supérieure du pétiole. La gaine reste continue, en cercle.

Alchemilla Coriacea.

(Rosacées.)

Nous retrouvons encore trois faisceaux concentriques dans le pétiole de souche d'*Alchemilla Coriacea*. Ils sont disséminés au sein d'un parenchyme méatifère. Le médian est le plus développé. Chacun d'eux possède, en allant de la périphérie au centre : *une gaine, une zone péricyclo-libérienne, une plage ligneuse, une moelle.*

La gaine est formée de cellules régulièrement quadrangulaires épaissies latéralement et amylifères. La *zone péricyclo-libérienne* et la *bande libérienne* sont fortement épaissies. La bande libérienne n'est jamais interrompue par la présence de rayons médullaires. La *plage ligneuse* est annulaire. Elle comporte des vaisseaux et du parenchyme. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales convergeant toutes vers un même

centre qui est aussi le centre du faisceau. Les plus petites occupent le sommet des séries ; les plus grandes sont localisées au voisinage de l'anneau scléreux périphérique. Le parenchyme ligneux est très abondant et cellulosique. La *moelle* est très épaissie.

Le pétiole de la hampe florale possède le même nombre de faisceaux et la même structure. Le parenchyme ligneux est entièrement cellulosique.

Alchemilla lineata.

(Rosacées.)

Nous retrouvons encore dans le pétiole d'*Alchemilla lineata* trois faisceaux concentriques disséminés au sein d'un parenchyme méatifère, riche en formations maclifères au voisinage des faisceaux. Le médian est le plus développé. Chacun d'eux possède de la périphérie au centre : *une gaine, un péricycle, une bande libérienne, une plage ligneuse, une moelle.*

La *gaine* présente toujours ses caractères généraux : épaississement latéraux, etc., etc. Le péricycle est ici nettement individualisé. La bande libérienne, de forme annulaire, ne présente aucune trace de formation lignifiée; elle est relativement développée et comprend du parenchyme et des vaisseaux. Le parenchyme est abondant.

La *plage ligneuse* est annulaire. Le parenchyme est relativement abondant. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales convergeant vers un même centre. Leur calibre est inégal. Faible au sommet des files radiales, il augmente peu à peu jusqu'au voisinage de l'anneau scléreux périphérique où se trouvent localisées les plus grandes trachées. La *moelle* est très développée, elle comprend des éléments à parois minces et ondulées.

Les faisceaux concentriques du pétiole de la hampe florale sont petits. Le médian reste cependant le plus développé. Chacun d'eux possède les régions fondamentales que nous avons déjà décrites, et ressemble, par sa structure anatomique, aux faisceaux concentriques de la souche. Tous les faisceaux concentriques d'*Alche-*

milla lineata se transforment en faisceaux hémi-concentriques au voisinage de la base du pétiole. Cette transformation s'opère par disparition partielle de liber et de bois du côté de la face supérieure de l'organe.

Les *Alchemilles* que nous venons d'examiner possèdent la structure concentrique tant dans le pétiole de la souche que dans ceux des feuilles de la hampe florale. Il n'en est pas de même pour toutes les espèces. Certaines d'entre elles possèdent la structure concentrique dans les pétioles des feuilles de la souche, tandis que les pétioles des feuilles de la hampe florale en sont dépourvues. En voici quelques exemples.

Alchemilla pallens.

(Rosacées.)

FEUILLE DE LA SOUCHE. — Le pétiole de la feuille de souche d'*Alchemilla pallens* possède trois faisceaux concentriques disséminés à l'intérieur d'un parenchyme général fortement épaissis. Les formations cristallines (mâcles) sont très peu nombreuses au voisinage des faisceaux. Chaque faisceau possède en allant de la périphérie vers le centre les régions habituelles : *une gaine une zone péricyclo-libérienne, une bande libérienne, une plage ligneuse annulaire, une moelle.*

La *gaine* est formée de petites cellules quadrangulaires épaissies latéralement et amylifères. La *zone péricyclo-libérienne* est très peu développée et peu épaissie. L'anneau libérien proprement dit est aussi fort réduit. Il ne présente en aucun cas de trace de lignification et n'est jamais interrompu par la présence de rayons médullaires.

La plage ligneuse est limitée à sa périphérie par un anneau de sclérenchyme très épais. Elle comprend du parenchyme et des vaisseaux. Le parenchyme, entièrement lignifié est rare ; les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales convergeant toutes vers le centre du faisceau. Les plus petites occupent le sommet de chaque série. Les plus grandes sont localisées au voisinage de l'anneau scléreux périphérique. La *moelle*, très réduite, est fortement épaissie.

Feuille de la hampe florale. — Le pétiole de la feuille de la hampe florale présente encore trois faisceaux, mais ceux-ci ne possèdent plus la structure concentrique.

Le liber et le bois font défaut du côté de la face supérieure de l'organe et cela à tous les niveaux.

Chacun d'eux possède une gaine qui les entoure complètement. Elle présente des éléments régulièrement quadrangulaires, épaissis latéralement et amylifères.

Alchemilla splendens.

(Rosacées.)

Feuille de la souche. — Les faisceaux concentriques sont encore au nombre de trois dans le pétiole de la feuille de souche. Ils comportent, de la périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse annulaire*, une *moelle*.

La gaine possède tous les caractères que nous avons si souvent signalés. La *zone péricyclo-libérienne* et le liber proprement dit sont fortement épaissis. La *plage ligneuse* est limitée à sa périphérie externe à l'aide d'un anneau scléreux relativement peu épais. Elle comprend des vaisseaux et du parenchyme. Les vaisseaux sont disposés en files radiales convergeant vers un même centre. Le parenchyme est très abondant. Il est cellulosique.

Feuille de la hampe florale. — Les faisceaux du pétiole de la feuille de la hampe florale sont tous hémi-concentriques. Chacun d'eux est entouré d'une gaine épaissie latéralement et amylifère.

Alchemilla subsericea.

(Rosacées.)

Pétiole de la feuille de souche. — Le système vasculaire du pétiole de la feuille de souche comporte trois faisceaux concentriques. Ils sont régulièrement répartis à l'intérieur d'un parenchyme méatifère, épaissi et riche en mâcles. Celles-ci sont

localisées de préférence au voisinage des faisceaux où elles apparaissent soit isolées, soit réunies en îlots de deux à quatre. Chaque faisceau possède les cinq zones habituelles. La *gaine* est caractérisée par les particularités que nous avons si souvent décrites. La *zone péricyclo-libérienne* est relativement peu épaissie. La *bande libérienne* comprend des vaisseaux et un parenchyme abondant. Elle forme une couronne qui n'est jamais interrompue par la présence de rayons médullaires. La *plage ligneuse* est annulaire ; elle débute à sa périphérie externe par un anneau scléreux fortement épaissi. Elle comprend des vaisseaux et du parenchyme. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales convergeant vers le centre du faisceau. Les plus petites occupent le sommet de chaque file. Les plus grandes sont localisées au voisinage de l'anneau scléreux. Le parenchyme est peu abondant, il est totalement lignifié. La *moelle* est assez développée, elle est épaissie et cellulosique.

PÉTIOLE DE LA FEUILLE DE LA HAMPE FLORALE. — Le pétiole de la feuille de la hampe florale comprend un système libéro-ligneux formé de trois faisceaux. Ceux-ci sont hémi-concentriques à tous les niveaux de l'organe, et possèdent une gaine dont les éléments régulièrement quadrangulaires sont épaissis latéralement.

Nous retrouvons une structure identique dans les pétioles de *A. speciosa; A. arvensis; A. glaberrina; A pubescens; A. Alpina;* etc., etc. J'ai examiné dans certaines espèces d'*Alchemilles (A. montana; A. rubristipula)* la plage ligneuse des faisceaux des feuilles de la hampe florale est excentrique par rapport à l'anneau libérien.

Sanguisorba Canadensis.

(Rosacées.)

BASE DU PÉTIOLE. — Le système vasculaire de la base d'un pétiole de *Sanguisorba Canadensis* comporte huit faisceaux fusiformes disposés suivant un arc largement ouvert en haut.

SOMMET DU PÉTIOLE. — Nous retrouvons une disposition et un nombre identiques de faisceaux au voisinage du limbe. Tous sont fusiformes à l'exception d'un seul qui est concentrique. Ce dernier possède en allant de la périphérie vers le centre : une *gaine*

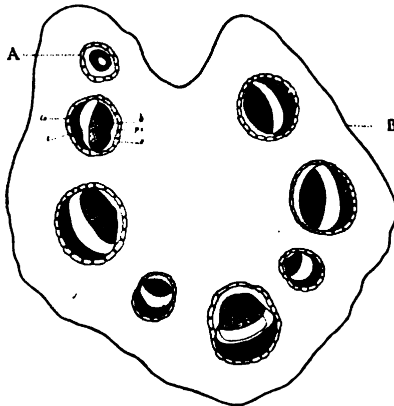


Figure 13. — Coupe transversale d'un pétiole adulte de *Sanguisorba Canadensis* effectuée au voisinage du limbe et montrant en A un faisceau concentrique ; les autres faisceaux sont fusiformes.

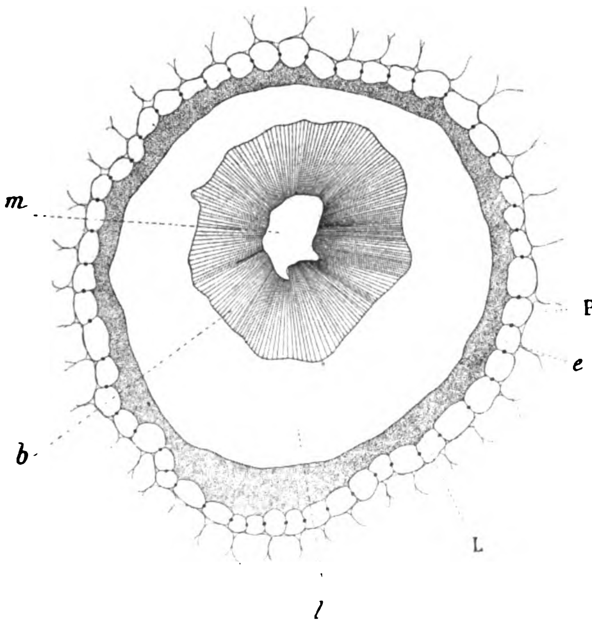


Figure 13 *bis*. — Faisceau concentrique de *Sanguisorba Canadensis* grossi et schématisé. — *e*. Gaine avec épaississements latéraux lignifiés ; *L*. zone péricyclo-libérienne ; *l*. Liber ; *b*. Bois ; *m*. Moelle ; *p*. Parenchyme général.

un *péricycle,* une *bande libérienne* proprement dite, une *plage ligneuse,* une *moelle.* La gaine est formée d'éléments épaissis latéralement et lignifiés; elle est amylifère. Le *péricycle* est nettement individualisé. Il est plus épais du côté de la face inférieure du pétiole. La *zone libérienne* proprement dite est en forme d'anneau. Elle n'est jamais interrompue par la présence de rayons médullaires. La *plage ligneuse* comprend du parenchyme et des vaisseaux. Le parenchyme est peu abondant et cellulosique. Les vaisseaux sont des trachées disposées en files radiales et convergentes de longueur inégale. La plage ligneuse est excentrique par rapport au centre du faisceau. Les éléments médullaires sont cellulosiques et légèrement épaissis.

Saxifraga sarmentosa (1).

(Saxifragées.)

Le système vasculaire d'un pétiole de *Saxifraga sarmentosa* se compose comme chez les *Alchemilles* de trois faisceaux concentriques, régulièrement disposés au sein d'un parenchyme dont les éléments à parois minces sont cellulosiques. Le faisceau concentrique médian est le plus développé. Il comprend aussi en allant de la périphérie au centre : une *gaine,* un *péricycle,* une *bande libérienne,* une *plage ligneuse,* une *moelle.* La *gaine* est formée de grandes cellules dépourvues de toute trace d'épaississements latéraux. Elle est surmontée d'une assise cristallogène très intéressante. Le *péricycle* comporte une à deux assises de cellules petites à parois minces, contre lesquelles s'appuie la *bande libérienne.* Celle-ci est très développée; elle forme un anneau complet qui n'est jamais interrompu par suite de la présence de rayons médullaires. Le parenchyme libérien est très abondant. Il est formé de tout petits éléments, légèrement épaissis et disposés en îlots. Les tubes criblés sont très larges et pourraient être confondus au premier abord avec du parenchyme. La *plage ligneuse* présente certaines particularités remarquables. L'anneau scléreux que nous avons si souvent signalé dans les *Alchemilles,* fait défaut à

(1) Thouvenin, n° 43, p. 8 et suivantes.

la périphérie des faisceaux concentriques de *Saxifraga sarmentosa*. Le parenchyme est abondant et cellulosique. Les trachées sont peu nombreuses et plus spécialement localisées au sommet des files radiales d'où elles tirent leur origine ; la portion externe de ces files présente de temps en temps quelques cloisons tangentielles et demeure le plus souvent sans se différencier. La *moelle* est relativement restreinte. Elle est formée de petits éléments cellulosiques légèrement épaissis. Les faisceaux concentriques de *Saxifraga sarmentosa* se transforment au voisinage de la base du pétiole en faisceaux *hémi-concentriques*. Cette transformation s'opère par disparition lente et progressive du tissu ligneux et du tissu libérien du côté de la face supérieure de l'organe.

Saxifraga crassifolia.

(Saxifragées.)

BASE DU PÉTIOLE. — La base du pétiole de *Saxifraga crassifolia* nous présente un système libéro-ligneux formé de faisceaux fusiformes, répartis à l'intérieur d'un parenchyme cellulosique dont les éléments, relativement petits et ronds, laissent entre eux de grandes lacunes. Ces faisceaux sont nombreux et disposés en un arc largement ouvert du côté de la face supérieure de l'organe.

MILIEU DU PÉTIOLE. — Le système vasculaire de la région moyenne est beaucoup plus compliqué et aussi plus intéressant, grâce à la variété de formes qu'on y rencontre. Les faisceaux fusiformes y sont nombreux ; les faisceaux concentriques sont plus rares. Dans le pétiole que j'ai examiné ils étaient au nombre de deux seulement. Chacun d'eux possède en allant de la périphérie externe vers le centre : une *gaine* un *péricycle*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse circulaire*, une *moelle*.

La *gaine* est formée d'éléments grands et cellulosiques surmontés d'une couronne de cellules dont certains éléments sont cristallogènes. On n'y décèle pas de traces d'épaississements latéraux. Elle est amylifère. Le *péricycle* comporte de une à

trois assises de cellules. Il forme un anneau complet inégalement épaissi. Certains de ses éléments se dédoublent tangentiellement et les cellules qui en résultent se disposent en séries. La *bande libérienne* est annulaire. Elle est formée de parenchyme et de vaisseaux. Le *parenchyme* est très abondant. Les éléments sont petits, légèrement épaissis et groupés en îlots. Les vaisseaux sont largement ouverts.

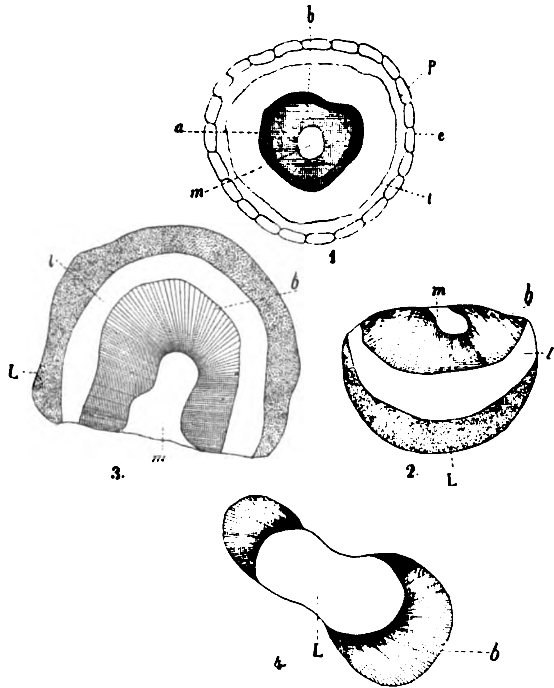


Figure. 14. — Les schémas 1, 2, 3 et 4 représentent les diverses formes fasciculaires qu'on rencontre dans une coupe transversale effectuée dans la région moyenne d'un pétiole adulte de *Saxifraga crassifolia*. — *e*. Gaine; *p*. Péricycle ; *L*. Zone péricyclo-libérienne ; *l*. Liber ; *a*. Anneau scléreux périphérique ; *b*. Bois ; *m*. Moelle. — Schéma 4. Pseudo-faisceau concentrique inverse ; *L*. Liber et parenchyme général.

La *plage ligneuse* est circulaire ; elle est limitée à sa périphérie externe par un anneau scléreux très peu développé et discontinu. Elle comprend du parenchyme et des vaisseaux. Le parenchyme est peu abondant ; il est cellulosique et épaissi. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales de longueur à peu près égale. Leur calibre est variable. Les plus

petites occupent le sommet de chaque file ; les plus grandes sont localisées au voisinage de l'anneau scléreux.

La *moelle* est très réduite, collenchymateuse et cellusosique ; elle disparaît parfois complètement. Dans ce cas, les séries trachéennes entrent en contact les unes avec les autres par leur sommet respectif.

La même coupe transversale nous présente d'autres formes intéressantes. Certaines d'entre elles possèdent une plage ligneuse dont les séries trachéennes sont disposées en éventail. Sur d'autres points de la même coupe ce sont des faisceaux *hémi-concentriques*. Ailleurs encore, ce sont des faisceaux fusiformes accolés par leur région libérienne.

SOMMET DU PÉTIOLE. — La coupe transversale du sommet du pétiole de *Saxifraga crassifolia* est surtout remarquable par la disparition de toutes ces formes qui font place à la forme la plus commune : je veux parler du faisceau fusiforme.

Liquidambar imberbe.

(Saxifragées.)

BASE DU PÉTIOLE. — Le pétiole de *Liquidambar imberbe* présente, à une certaine distance de sa base, trois faisceaux concentriques. Chacun d'eux possède, en allant de la périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse*, une *moelle*.

La *gaine* est entièrement dépourvue de caractères spécifiques. Elle est formée par une assise cellulosique du parenchyme général. La *zone péricyclo-libérienne* est relativement épaisse, ses éléments sont collenchymateux. Elle est annulaire et n'est jamais interrompue par la présence de rayons médullaires. Il n'en est pas de même de la *bande libérienne* proprement dite ; celle-ci, en effet, présente dans son intérieur, de nombreux rayons médullaires qui la divisent en un grand nombre de segments. La *plage ligneuse* est formée de parenchyme et de vaisseaux. Le parenchyme est lignifié ; les vaisseaux sont des trachées. Celles-ci sont disposées en séries radiales et convergentes. La *plage*

ligneuse est souvent interrompue par la présence de rayons médullaires étroits et cellulosiques.

La *moelle*, très développée, est formée d'éléments cellulosiques; elle possède des canaux sécréteurs.

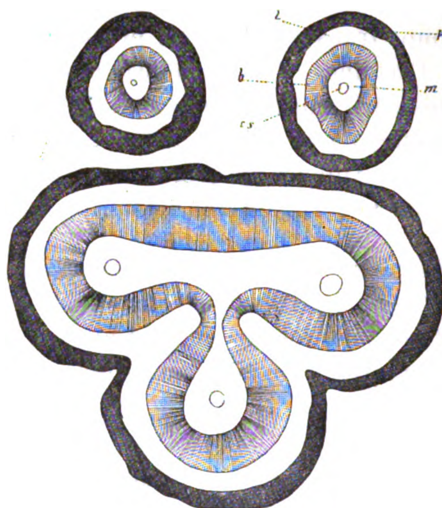


FIGURE 15. — Coupe transversale effectuée dans la région moyenne d'un pétiole adulte de *Liquidambar imberbe* et montrant la remarquable disposition du système libéro-ligneux du pétiole à ce niveau. Le système central en forme de feuille de trèfle est surmonté de deux faisceaux concentriques. — *p*. Anneau péricyclique scléreux; *l*. Liber; *b*. Bois; *m*. Moelle; *cs*. Canal sécréteur.

MILIEU DU PÉTIOLE. — La figure 15 nous donne une idée très nette de la complication du système libéro-ligneux pétiolaire dans la région moyenne de cet organe. Nous y distinguons, tout d'abord, un système central en forme de feuille de trèfle. Ce système est surmonté de deux faisceaux concentriques. Chacun d'eux possède en allant de la périphérie vers le centre: une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse*, une *moelle*. La *gaine* ne présente aucun des caractères spécifiques que nous avons si souvent décrits; elle est formée par une assise de parenchyme général. La *zone péricyclo-libérienne* est entièrement scléreuse. Certains de ses

éléments s'épaississent beaucoup et se transforment en fibres. La *bande libérienne* est très développée. Elle forme un anneau continu. La *plage ligneuse* possède du parenchyme et des vaisseaux. Les cellules parenchymateuses sont abondantes et lignifiées. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales convergentes. Leur calibre est variable ; les plus petites occupent le sommet des files radiales ; les plus grandes sont localisées au voisinage de la périphérie. La longueur des files est très accentuée et constante. La *moelle* comporte des éléments cellulosiques. Elle est sécrétrice.

Valeriana officinalis.

(Valérianées.)

Base du pétiole. — Si nous effectuons une coupe transversale à une petite distance de la base d'un pétiole de *Valeriana officinalis*, nous nous trouvons en présence d'une variété de forme véritablement remarquable. Tous les faisceaux, quoique différents les uns des autres, par certaines particularités individuelles, possèdent une forme et une constitution à peu près générales. Tous sont des faisceaux concentriques et possèdent en allant de la périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse*, une *moelle*.

La *gaine* présente les mêmes caractères pour tous les faisceaux. Elle est formée d'éléments épaissis latéralement et lignifiés : elle est amylifère. La *zone péricyclo-libérienne* présente certaines particularités intéressantes. L'individualité du *péricycle* paraît nettement établie pour tous les faisceaux du côté de la face inférieure de l'organe. Il y a généralement dans cette région un massif de grandes cellules rondes et légèrement épaissies, affectant la forme d'un croissant à large ouverture qui sépare la bande libérienne proprement dite des cellules de la gaine. Cette individualité disparait le plus souvent sur les faces latérales et supérieures du faisceau. Dans ce cas, la bande libérienne proprement dite devient contiguë à la gaine. Toutefois il peut arriver que le péricycle soit nettement différencié sur tout le pourtour du faisceau. Il est alors représenté par une

seule assise de cellules sur les faces latérales et supérieure du faisceau, tandis qu'il reste épais pour la face inférieure.

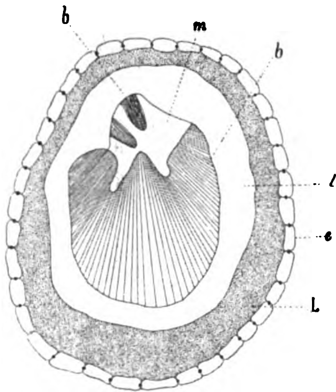


Fig. 16

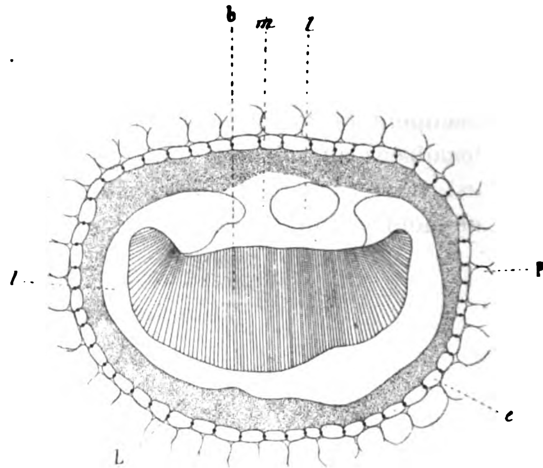


Fig. 16 *bis*.

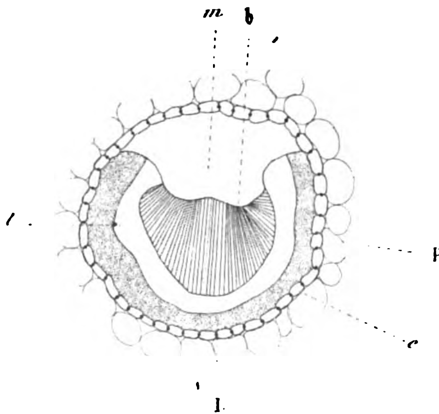


Fig. 16 *ter*.

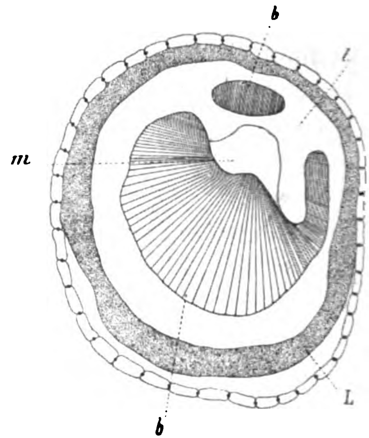


Fig. 16 *quater*.

FIGURE 16. — Coupe transversale effectuée dans la région moyenne d'un pétiole adulte de *Valeriana officinalis* et montrant les diverses formes fasciculaires qu'on rencontre à ces niveaux.

La figure 16 nous montre un faisceau concentrique à plage ligneuse (*b*) interrompue tandis que la couronne libérienne proprement dite (*l*) et la zone péricyclo-libérienne (*L*) sont continues.

La figure 16 *bis* nous montre la segmentation de la couronne libérienne (*l*) la couronne péricyclo-libérienne (*L*) est encore continue.

La figure 16 *ter* nous présente un faisceau dans lequel les plages ligneuse, libérienne et péricyclo-libérienne sont largement interrompues vers le haut : ce dernier faisceau est hémi-concentrique.

P. Parenchyme général ; *c*. Gaine ; *L*. Zone péricyclo-libérienne ; *l*. Liber ; *b*. Bois ; *m*. Moelle.

La *bande libérienne* proprement dite, forme un anneau continu. Elle est beaucoup plus épaisse du côté de la face supérieure du pétiole et peut enclaver dans son sein des formations lignifiées très intéressantes. La *plage ligneuse* est incomplète. Très développé du côté de la face inférieure du pétiole, elle se réduit à quelques files radiales du côté de la face supérieure de l'organe. Elle est composée de parenchyme et de trachées. Le parenchyme est cellulosique et abondant. Les trachées sont disposées en files radiales de longueur inégale. Les plus grandes sont situées du côté de la face inférieure du pétiole; elles diminuent progressivement de longueur pour s'annuler le plus souvent du côté de la face supérieure. La *moelle* parfois abondante, comporte des éléments cellulosiques légèrement épaissis. Tout à fait à la base, chaque faisceau se transforme en faisceau hémi-concentrique. Cette transformation s'opère d'après la règle générale.

SOMMET DU PÉTIOLE. — Les faisceaux qui constituent le système vasculaire d'un pétiole de *Valeriana officinalis*, subissent au voisinage du limbe, certaines modifications profondes et intéressantes. Tous les faisceaux deviennent hémi-concentriques. Les plages ligneuses sont en forme de demi-cercle; les files trachéennes manquent totalement du côté de la face supérieure du pétiole. La couronne libérienne est incomplète du même côté. Le vide que laisse la disparition du liber et du bois dans cette région, est comblé à l'aide de grandes cellules à parois minces. En revanche, tous les faisceaux conservent leur gaine complète avec les éléments épaissis latéralement et lignifiés.

Campanula rapunculoides

(Campanulacées.)

BASE DU PÉTIOLE. — Le pétiole de *Campanula rapunculoides* comprend à la base un arc vasculaire central largement ouvert en haut et un petit nombre de faisceaux fusiformes latéraux isolés.

SOMMET DU PÉTIOLE. — L'arc médian ouvert se transforme en un anneau fermé, fortement aplati du côté de la face supérieure

de l'organe. De part et d'autre de cet anneau, on remarque l'existence d'un faisceau concentrique. Chaque faisceau concentrique possède, en allant de la périphérie au centre : une *gaine*, un *péricycle*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse*, une *moelle*.

La *gaine* est dépourvue de tout caractère spécifique. Elle est constituée par une assise de cellules de parenchyme général. La *zone péricyclo-libérienne* est susceptible de modifications intéressantes. Le *péricycle* existe nettement dans le faisceau concentrique du côté de la base inférieure du pétiole. Il y comporte de une à trois assises de cellules. Il disparaît presque complètement en haut, et n'est plus représenté que par quelques cellules séparées les unes des autres par des îlots libériens. La *couronne libérienne* proprement dite est interrompue par la présence de rayons médullaires.

La *plage ligneuse* se segmente en divers endroits, elle comprend du parenchyme et des trachées. Le parenchyme, assez abondant, est cellulosique. Les trachées sont disposées en files radiales convergeant vers un même centre qui est aussi le centre du faisceau. Ces files sont beaucoup plus longues et plus nombreuses du côté de la base du pétiole. La *moelle* comporte de grands éléments minces et cellulosiques.

Primula rubra

(Primulacées.)

Le pétiole de *Primula rubra* possède sur toute sa longueur deux faisceaux concentriques situés de part et d'autre d'un faisceau hémi-concentrique central. Ces faisceaux sont relativement petits et comprennent, en allant de la périphérie au centre : une *gaine*, un *péricycle*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse*.

La *gaine* est formée de petites cellules régulières possédant des épaississements latéraux et lignifiés : elle est amylifère. Le péricycle existe tout autour du faisceau concentrique. Il est formé d'une seule assise de cellules. La *bande libérienne* est annulaire et continue. La *plage ligneuse* est très réduite ; elle comporte de quatre à cinq séries convergentes de trachées qui

se touchent au centre des faisceaux. Le parenchyme ligneux se rencontre disséminé. La moelle manque complètement.

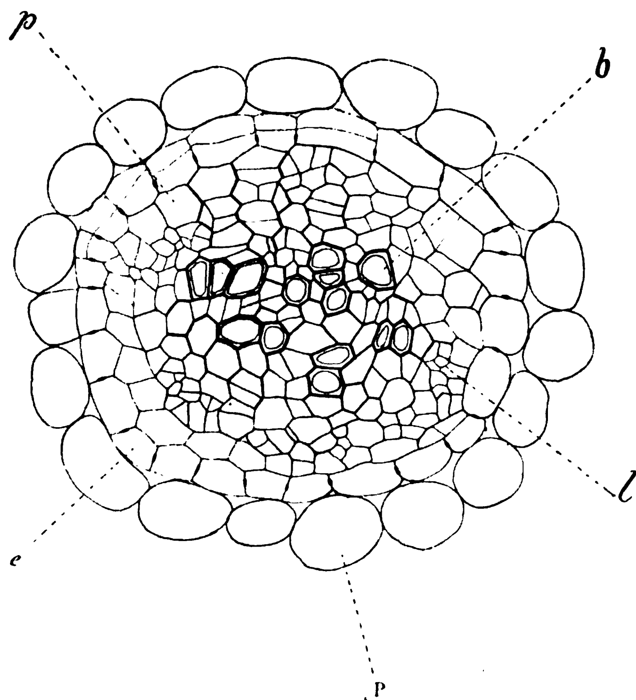


FIGURE 17. — Faisceau concentrique de *Primula rubra*. — *P*. Parenchyme général ; *e*. Gaine ; *p*. Péricycle ; *l* Liber ; b. Bois.

Phlomis Russeliana

(Labiées).

BASE DU PÉTIOLE. — Le pétiole de la feuille de *Phlomis Russeliana* possède à une petite distance de la base, huit faisceaux libéro-ligneux. Les deux médians sont hémi-concentriques, deux autres sont concentriques, enfin, les derniers qui sont aussi les plus petits sont fusiformes. La figure ci-jointe nous montre la disposition respective de ces diverses formes les unes par rapport aux autres. Les faisceaux concentriques, les seuls dont nous ayons à nous occuper ici, présentent, en allant de la périphérie

au centre : *une gaine, une zone péricyclo-libérienne, une plage ligneuse, une moelle.*

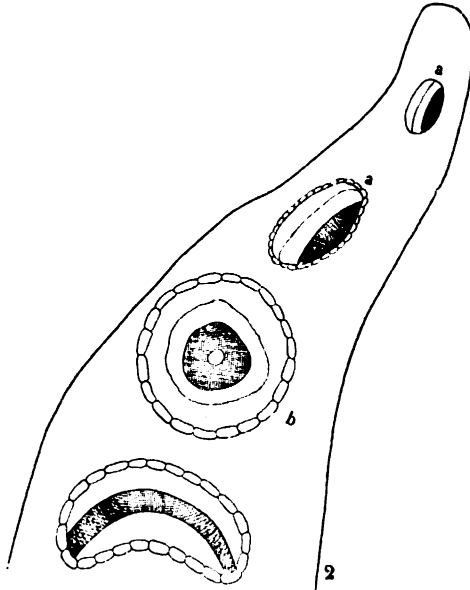


FIGURE 18. — Coupe transversale effectuée à la base d'un pétiole adulte de *Phlomis Russeliana* (la figure ne représente que la moitié de la coupe). — *a*. faisceaux fusiformes ; *b*. faisceaux concentriques.

La *gaine* est constituée par une assise de cellules appartenant au parenchyme général du pétiole. Les éléments sont grands, à parois minces et légèrement ondulés et cellulosiques. La zone *péricyclo-libérienne* et le liber lui-même sont fortement épaissis; leur ensemble forme un anneau d'épaisseur variable. Cette zone manque totalement sur une certaine longueur du côté de la face supérieure de l'organe, de telle sorte que la bande libérienne proprement dite se trouve au contact de la gaine dans cette région. Certains éléments externes de la plage péricyclo-libérienne s'épaississent énormément, se lignifient et se transforment en fibres. La *plage ligneuse* est dépourvue d'anneau scléreux périphérique. Elle est formée de parenchyme et de vaisseaux. Le parenchyme est peu abondant : il est tantôt cellulosique,

tantôt lignifié. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales convergeant vers un même centre qui est aussi le centre du faisceau. Les éléments les plus externes des files radiales ligneuses possèdent de nombreux cloisonnements tangentiels. Les cellules qui résultent de ces bipartitions conservent des parois minces et cellulosiques, ce qui contribue à les faire ressembler à un cambium.

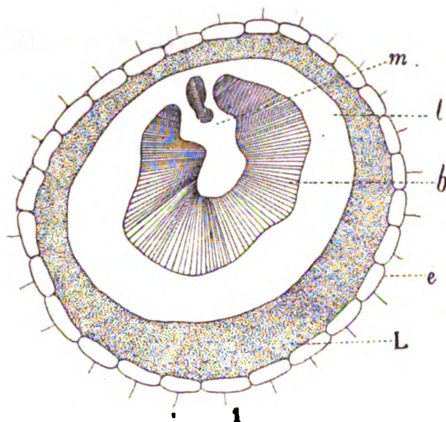


FIGURE 19. — Faisceau concentrique schématisé de *Phlomis Russeliana*. — *e.* Gaine ; *L.* Zone péricyclo-libérienne ; *l.* Liber proprement dit ; *b.* Bois ; *m.* Moelle.

Par suite de l'inégalité de longueur des files trachéennes, la plage ligneuse occupe une situation excentrique par rapport au centre du faisceau. Les files trachéennes sont, en effet, très réduites du côté de la face supérieure du pétiole où elles ne comportent que deux à trois éléments. Ce nombre va ensuite grandissant de chaque côté et atteint son maximum dans les files radiales situées du côté de la face inférieure du pétiole.

La *moelle* est très réduite et fortement épaissie. On y décèle parfois la présence d'éléments lignifiés. Les faisceaux concentriques se transforment en faisceaux hémi-concentriques à mesure qu'ils se rapprochent de la base de l'organe. Cette transformation s'opère toujours d'après le mode général.

MILIEU ET SOMMET DU PÉTIOLE. — Le milieu et le sommet du pétiole sont dépourvus de faisceaux concentriques.

Les faisceaux hémi-concentriques existent encore, ainsi que les faisceaux fusiformes dont le nombre est réduit à deux au lieu de quatre qu'ils étaient à la base.

Gesneria alba.

(Gesnéracées.)

BASE DU PÉTIOLE. — Le pétiole de *Gesneria alba* présente à sa base un système vasculaire central en forme d'arc largement ouvert du côté de la face supérieure de l'organe. D'autres faisceaux, moins importants, sont localisés dans la région externe du parenchyme général et de préférence du côté des faces supérieure et latérale.

SOMMET DU PÉTIOLE. — Nous retrouvons une disposition analogue du système vasculaire au sommet du pétiole, avec quelques modifications intéressantes dont nous allons parler. Certains petits faisceaux du parenchyme général sont concentriques. Chacun d'eux possède : une *gaine*, un *péricycle*, une *zone libérienne*, une *plage ligneuse*, une *moelle*.

La *gaine* présente des cellules excessivement grandes, à parois minces, sans épaississements latéraux. Ces caractères en font une dépendance du parenchyme général. Le *péricycle* est réduit à quelques éléments minces et cellulosiques, formant une couronne discontinue. Le liber proprement dit est relativement abondant. Il est en forme d'ilots. Ceux-ci sont contigus à la gaine partout où le péricycle manque. La *couronne libérienne* est souvent interrompue par la présence de rayons médullaires. La *plage ligneuse* est dépourvue d'anneau scléreux à sa périphérie. Le parenchyme ligneux, très abondant est entièrement cellulosique. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries convergentes. Dans les faisceaux que j'ai examinés, il m'a été permis de compter jusqu'à dix séries. Ceci nous renseigne sur le peu d'importance de la plage ligneuse. Les séries, rarement contiguës latéralement, sont au contraire séparées les unes des autres par des rayons médullaires relativement épais.

La *moelle* est très réduite et comporte des éléments à parois minces et cellulosiques.

Acanthus mollis.

(Acanthacées.)

BASE DU PÉTIOLE. — La base du pétiole d'*Acanthus mollis* présente un système central fermé en anneau et fortement aplati du côté de la face supérieure de l'organe. Deux faisceaux concentriques placés de part et d'autre du système central complètent le système vasculaire du pétiole. Ces diverses formes sont réparties au sein d'un parenchyme méatifère dont les éléments petits, ronds et à parois minces sont cellulosiques. Chaque faisceau concentrique comporte de la périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse*, une *moelle*.

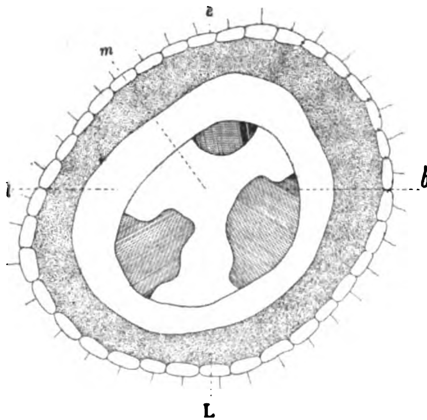


FIGURE 20. — Faisceau concentrique d'*Acanthus mollis*. — *e*. Gaine ; *L*. Zone péricyclo-libérienne ; *l*. Liber ; *b*. Bois ; *m*. Moelle.

La *gaine* est formée par l'assise du parenchyme général ; elle ne possède aucun des caractères anatomiques que nous lui avons

reconnus dans les Alchemilles (épaississements latéraux lignifiés : contenu amylifère des cellules qui la composent); seule la disposition qu'elle occupe nous la fait désigner ainsi.

La *zone péricyclo-libérienne* est peu épaissie. Elle présente certaines modifications intéressantes. L'individualité du péricycle semble établie très nettement sur certains points. Ailleurs, au contraire, le liber empiète sur les cellules qui devraient être péricycliques et vient au contact de la gaine.

Le *liber* proprement dit forme un anneau continu. Il comprend du parenchyme et des vaisseaux. Les éléments parenchymateux sont petits, réunis en îlots et cellulosiques. Les vaisseaux sont de fort calibre. La *plage ligneuse* n'est pas annulaire. Elle comprend trois massifs, séparés les uns des autres par de très larges rayons médullaires. Chaque massif est formé d'un certain nombre de trachées disposées sans ordre et séparées les unes des autres par du parenchyme ligneux cellulosique. La *moelle* est très développée. Elle comprend des éléments relativement grands à membranes très minces et cellulosiques.

MILIEU ET SOMMET DU PÉTIOLE. — Le système vasculaire possède la même disposition qu'à la base du pétiole. On y reconnaît l'existence d'un système central annulaire fortement aplati à la face supérieure et de deux faisceaux concentriques. Dans ceux-ci, la plage ligneuse est plus homogène. Les trachées, plus nombreuses, sont disposées en séries convergentes et forment un anneau presque complet. Les autres régions possèdent les caractères anatomiques que nous avons décrits pour les faisceaux concentriques de la base.

Nous pouvons borner ici notre étude détaillée des faisceaux concentriques. Nous avons en effet examiné un grand nombre d'espèces appartenant à des familles différentes et les caractères des faisceaux que nous y avons rencontrés présentent un degré de généralité très grand ; nous les résumerons comme il suit.

II. — Caractères anatomiques des faisceaux concentriques.

Les faisceaux concentriques présentent toujours en coupe transversale un contour circulaire. Ils possèdent, en allant de la périphérie vers le centre : une *gaine*, une *couronne péryclo-*

libérienne, une *couronne libérienne*, une *couronne ligneuse* et une *moelle* appartenant en propre au faisceau.

1° GAINE. — La gaine est formée, suivant la règle, d'une assise de cellules intimement unies. Elle peut posséder les caractères de l'endoderme de la racine *(G. Alchemilla; G. Primula; Sanguisorba canadensis*, etc., etc.) ; dans ce cas, elle est amylifère et plissée. D'autres fois, ses éléments ne comportent ni l'un ni l'autre de ces deux caractères distinctifs *(Robinia, Liquidambar, Phlomis, Saxifraga crassifolia*, etc.). Dans certaines espèces la gaine est surmontée d'une assise cristallogène *(Saxifraga sarmentosa)*.

2° ZONE PÉRICYCLO-LIBÉRIENNE. — La zone péricyclo-libérienne dont les éléments sont à parois cellulosiques et toujours épaissis forme un anneau complet. Cette zone qui tire son nom, comme nous le verrons plus tard, de ce qu'il n'est pas toujours possible de distinguer le péricycle du liber externe, n'existe pas toujours. Chez un grand nombre d'*Alchemilles* et d'autres plantes encore, le péricycle est bien distinct. Il comprend de une à deux et quelquefois trois assises de cellules dont certaines peuvent parfois s'épaissir et se lignifier.

3° COURONNE LIBÉRIENNE. — La couronne libérienne proprement dite forme toujours un anneau complet ordinairement continu *(G. Alchemilla, Phlomis Russeliana, Liquidambar, Campanula rapunculoides, Saxifraga crassifolia*, etc., etc.). Dans certains cas, cette continuité est interrompue par la présence de rayons médullaires nombreux et peu épais *(Liquidambar*, base du pétiole ; *Robinia pseudo-acacia*, base du pétiole). Elle est toujours formée de vaisseaux et de parenchyme. Le parenchyme est généralement abondant et affecte la forme d'îlots très rapprochés les uns des autres et séparés par des cellules relativement grandes.

4° COURONNE LIGNEUSE. — La couronne ligneuse présente des modifications de forme très nombreuses. Elle peut être continue, c'est-à-dire non interrompue par des rayons *(Alchemilla, Saxifraga, Phlomis, Campanula rapunculoides*, etc.) ou discontinue *(Acanthus mollis, Valeriana officinalis, Liquidambar, Ro-*

binia, etc.). Enfin, dans certains cas, la plage ligneuse a la forme d'un croissant (certains faisceaux de *Valeriana officinalis)*.

a. *Couronne ligneuse continue*. — A la limite externe du bois, il existe d'ordinaire un anneau scléreux d'épaisseur variable uniquement constitué par des fibres. Au-dessous, on voit des vaisseaux qui sont toujours des trachées, disposés en séries radiales. Leur calibre augmente d'abord en allant de la périphérie vers le centre, puis il diminue de telle sorte que les trachées les plus larges occupent la région moyenne de chaque série. Les séries trachéennes se touchent latéralement : le parenchyme ligneux étant nul ou insignifiant.

b. *Couronne ligneuse discontinue*. — Quand la couronne ligneuse est discontinue, les trachées sont séparées par les éléments cellulosiques disposés en séries radiales *(Robinia, Cercis siliquastrum*, etc.). Quand ce parenchyme est abondant, les trachées peuvent même perdre la disposition sériée. Elles sont alors réparties sans ordre apparent, et dans ce cas elles sont toujours très peu nombreuses. Un cas intermédiaire est représenté par le pétiole d'*Acanthus mollis*, où l'on voit des files trachéennes séparées par de larges rayons médulo-ligneux.

5° Moelle. — La moelle peut ne pas exister parce que les séries trachéennes vont jusqu'au centre du faisceau concentrique (quelques *Alchemilles)*. Elle peut être très développée et présenter des formations spéciales (canaux secréteurs : *Liquidambar*). Je n'y ai jamais rencontré de formations cristallines.

Les éléments qui la constituent peuvent devenir minces ; mais souvent ils s'épaississent et, dans certains cas, deviennent un collenchyme très développé. La moelle est très rarement lignifiée. Cependant, dans certains cas où la plage ligneuse est discontinue du côté de la face supérieure du pétiole, il se produit un massif de sclérenchyme médullaire en face de l'interruption.

III. — Origine et développement des faisceaux concentriques.

Type : **Alchemilla montana**.

Faisons des coupes en séries dans les pétioles très jeunes d'une *Alchemille* présentant des faisceaux concentriques *(Alchemilla*

montana, par exemple), et étudions-les à partir d'une certaine distance du limbe jusqu'au point d'insertion du pétiole sur la jeune tige. Nous reconnaîtrons une différenciation primordiale en trois régions : région épidermique, région corticale, région prévasculaire.

Cette différenciation apparaît même dans la feuille extrêmement jeune. Elle s'y manifeste par la manière dont s'effectuent les cloisonnements. Dans l'épiderme et dans le méristème cortical, les cloisonnements sont tous radiaux et perpendiculaires à la surface générale du limbe ; il ne s'en produit pas d'obliques ou de tangentiels, qui augmenteraient ainsi le nombre des assises corticales. Au contraire, dans le méristème qui occupe toute la partie centrale du pétiole et qui est enveloppé par ce manchon cortical, la multiplication cellulaire se fait par des cloisonnements en tous sens.

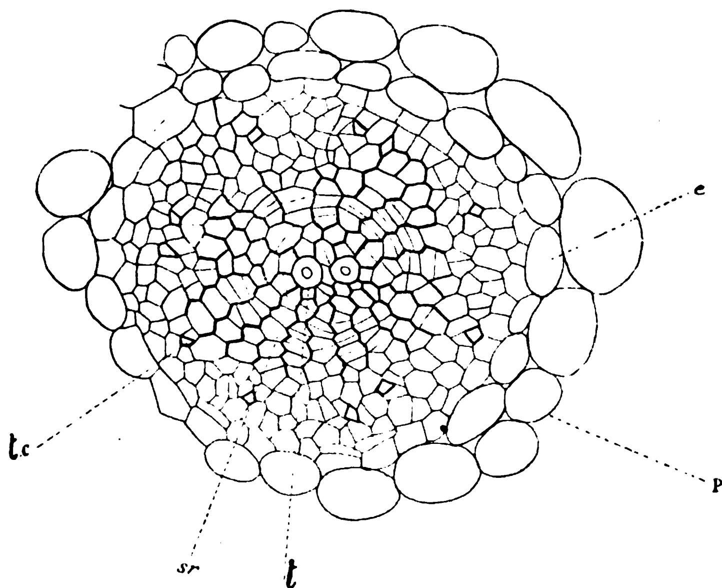


FIGURE 21. — Développement d'un faisceau concentrique aux dépens d'un cordon de procambium circulaire en coupe transversale. — *e.* Gaine dont les cellules encore très jeunes ne possèdent pas d'épaississements latéraux lignifiés ; *tc.* Tube criblé ; *sr,* Séries radiales prélignenses ; *t.* Trachée primitive occupant le centre du cordon de procambium ; *P.* Parenchyme général.

Mais cette activité multiplicatrice ne se montre pas partout au même degré. On distingue bientôt, au centre du pétiole, un

massif arrondi de cellules plus petites où les cloisonnements continuent activement tandis qu'ils sont devenus moins rapides dans les cellules environnantes.

C'est le début du premier faisceau concentrique à la phase de procambium.

Bientôt après, deux nouveaux massifs semblables, également cylindriques, apparaissent de part et d'autre du premier. A ce moment, les trois cordons de procambium qui doivent donner naissance aux faisceaux concentriques, sont reconnaissables mais non différenciés.

Les assises du parenchyme général qui les environnent disposent leurs éléments en séries concentriques tout autour d'eux. Jusqu'à ce moment le développement est identique à celui des faisceaux rayonnés ; mais ensuite apparaissent les différences.

Le liber, le premier tissu qui se différencie à la périphérie de ces cordons de procambium, apparait sous forme *d'îlots très rapprochés les uns des autres et disposés en une couronne complète et non par plages séparées.*

Chaque îlot débute par un tube criblé. Ces tubes criblés apparaissent dans la deuxième ou troisième assise extérieure du faisceau de procambium, et la couronne d'éléments qu'ils laissent au dehors, formée d'une ou deux assises, constitue le péricycle. Les cellules de cette région sont plus grandes que celles du liber. Les cellules de la couronne libérienne prennent des cloisonnements dirigés en tous sens. Au contraire, celles qui sont à l'intérieur de cette couronne ne se cloisonnent que dans une direction tangentielle. Il s'établit ainsi une plage préligneuse, dont les éléments sont disposés en séries radiales convergeant toutes vers un même centre. Ces éléments possèdent une forme polygonale en rapport avec cette disposition. C'est ce tissu qui donnera les éléments ligneux et la moelle du faisceau quand il y en aura une.

Telle est la différenciation primordiale à une certaine distance du sommet d'un jeune pétiole d'*Alchemille*. A mesure qu'on s'éloigne du limbe pour se rapprocher du point d'insertion de la feuille sur la tige, on est frappé de la disparition progressive des îlots libériens du côté de la face supérieure de la feuille. La couronne libérienne se transforme en arc libérien. Cette trans-

formation semble entraîner du même côté la disparition des séries radiales du tissu préligneux, de sorte que l'on aura plus tard, dans cette région basilaire du pétiole, un arc libéro-ligneux ouvert entouré par la gaine et le péricycle qui continuent à former un cercle complet. A la place des séries radiales du liber et du tissu préligneux, on trouve des cellules plus grandes, non sériées, à parois ondulées, et qui se différencient beaucoup plus tard en un tissu collenchymateux.

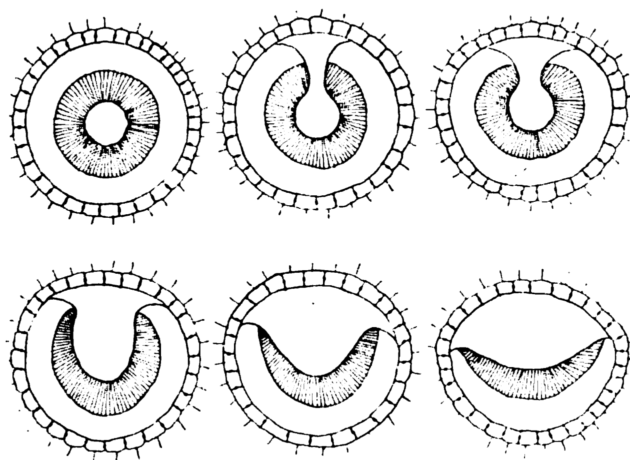


FIGURE 21 *bis*. — Cette succession de schéma nous montre comment un faisceau concentrique se transforme en un faisceau hémi-concentrique, grâce à une résorption lente et progressive du liber et du bois du côté de la face supérieure du pétiole.

REMARQUE I. — Il est à remarquer que, dès ce stade où le pétiole est cependant très court encore, sa structure fondamentale est parfaitement dessinée. Si nous examinons, en effet, un pétiole adulte par des coupes en séries faites en remontant, on peut se rendre compte de l'existence, à la base, de trois faisceaux formant à eux seuls tout le système libéro-ligneux du pétiole. Ces trois faisceaux possèdent chacun : une gaine complète, remarquable par ses épaississements latéraux, et un péricycle également complet. Au contraire, le liber et le bois ont la forme d'un croissant largement ouvert du côté de la face supérieure. La concavité du croissant est remplie par une masse collenchymateuse très développée qui surmonte les séries

radiales ligneuses. A mesure qu'on s'éloigne de la base du pétiole et qu'on examine des coupes se rapprochant progressivement du limbe, on remarque une augmentation du nombre des îlots libériens et des séries ligneuses. Les extrémités de l'arc libéro-ligneux se rapprochent progressivement l'une de l'autre et s'unissent bientôt en un cercle: le faisceau hémi-concentrique est transformé en faisceau concentrique. Corrélativement, la masse collenchymateuse a diminué d'importance et finit par se réduire à un petit massif central qui constitue une moelle, peu développée dans le cas présent.

Il est facile de voir, d'après ce qui précède, l'origine particulière de la zone collenchymateuse interne des faisceaux de la base des pétioles d'*Alchemilla* : elle représente du liber et du bois non différenciés. C'est pourquoi l'arc libéro-ligneux de chaque faisceau se referme à ses dépens. Le moment de la fermeture ne se produit pas du reste toujours au même niveau pour les trois faisceaux.

Remarque II. — Nous devons noter aussi que, jusqu'au stade décrit plus haut, le développement des faisceaux concentriques est général. Nous avons pu le vérifier sur *Saxifraga sarmentosa*, sur de nombreuses *Alchemilla*, sur beaucoup de *Primula*, etc. Après ce stade, l'accroissement et la différenciation suivent une marche qui n'est plus générale mais qu'il est facile de résumer. Comme nous l'avons dit plus haut, une assise ou deux séparent les premiers tubes criblés de la périphérie du faisceau : elles représentent le péricycle. A mesure que le faisceau grossit, ces cellules suivent l'accroissement en prenant des cloisons radiales. Quelquefois ces cellules conservent leurs parois minces ; plus souvent elles les épaississent fortement. La collenchymatisation du péricycle est toujours accompagnée de celle des éléments du liber primitif. Il en résulte, à l'état adulte, *une zone dans laquelle on ne peut distinguer ni le péricycle ni le liber primitifs : c'est pourquoi nous lui avons donné le nom de zone péricyclo-libérienne*. (Voy. p. 3.)

La zone libérienne proprement dite résulte d'un accroissement radial qui se localise au-dessous du liber primitif, et où ne tarde pas à se différencier un véritable cambium continu produisant du bois vers l'intérieur, du liber vers l'extérieur. Cette différen-

ciation s'opère par simple localisation, à ce niveau, des cloisonnements tangentiels dans les files préligneuses. Il s'opère donc un passage insensible entre la période primaire et la période secondaire. Le cambium n'est pas toujours continu *(Robinia, Cercis,* etc.) ; la zone libérienne est alors discontinue sur plusieurs points. Les trachées se différencient toujours, tout d'abord, à l'intérieur des files radiales, soit tout-à-fait au centre, soit à une certaine distance de ce centre ; de sorte que le faisceau concentrique possède ou non une moelle.

Il s'en produit ensuite de plus extérieures qui se disposent en séries radiales. Ces séries peuvent être contiguës latéralement, mais, dans certains cas, cette contiguïté disparaît grâce à la présence de rayons médullaires non lignifiés, dont les éléments conservent, à l'état adulte, leur forme primitive et leur orientation sériée, qui sont autant de preuves de leur origine. Dans le cas extrême où ces rayons sont excessivement larges, la plage ligneuse est interrompue *(Acanthus mollis).*

IV. — Modifications des faisceaux concentriques au voisinage du limbe.

Lorsque les faisceaux concentriques proprement dits, existent depuis la base du pétiole jusqu'au voisinage du limbe, ils deviennent le siège de transformations intéressantes près de cette dernière région. Mais c'est un cas rarement réalisé. Je ne l'ai rencontré que dans les trois exemples suivants.

Alchemilla coriacea.

(Rosacées.)

Les feuilles de la souche d'*Alchemilla coriacea* sont grandes et légèrement lobées. Les faisceaux concentriques, toujours au nombre de trois, ne présentent rien d'anormal jusqu'à une certaine distance du limbe. A partir d'un certain niveau, des étranglements apparaissent dans les régions ligneuses qui se

fragmentent en deux plages inégales. Peu après la plage ligneuse la plus développée du faisceau concentrique central se divise de nouveau ; nous avons ainsi, dans un même faisceau, trois plages ligneuses. L'étranglement, d'abord localisé au bois, s'étend aux autres régions du faisceau concentrique central qui finalement se trouve divisé en trois faisceaux concentriques. Cette division se produit aussi pour les faisceaux concentriques latéraux de telle sorte qu'à la base même du limbe, nous avons autant de faisceaux concentriques qu'il y a de nervures principales dans la feuille.

Alchemilla alpina.

(Rosacées.)

Le limbe de la feuille de base d'*Alchemilla alpina* est profondément lobé. Un des faisceaux concentriques latéraux présentant une plage ligneuse ouverte, ne tarde pas à se réunir à l'autre faisceau latéral. Une fois la coalescence établie, les plages ligneuses se fragmentent, se mélangent et finalement les deux faisceaux concentriques latéraux s'individualisent de nouveau. Le faisceau concentrique médian qui, pendant ce temps, n'a pas subi de modifications, divise sa plage ligneuse en trois. L'étranglement se propage aux autres régions du faisceau, de telle sorte que celui-ci se trouve divisé en deux autres faisceaux dont un seul contient une plage ligneuse. La coalescence s'établit de nouveau entre les faisceaux latéraux. Le nouveau faisceau ainsi formé se divise à son tour. Bref ces divisions continuent jusqu'à ce que le nombre des faisceaux concentriques final soit égal au nombre des nervures principales du limbe.

Saxifraga sarmentosa.

(Saxifragées.)

La feuille de *Saxifraga sarmentosa* est entière. Son pétiole présente trois faisceaux concentriques. A un moment donné le

faisceau central envoie des anastomoses aux deux faisceaux latéraux. Ceux-ci n'en émettent jamais entre eux. Ces anastomoses se séparent plus loin en branches distinctes de telle sorte qu'au voisinage du limbe, nous avons cinq faisceaux bien distincts au lieu de trois.

Je ne sais s'il est permis de tirer des conclusions, de ces exemples malheureusement trop rares au point de vue des modifications plus ou moins profondes que subissent les faisceaux concentriques en arrivant au voisinage du limbe. Il semble exister une corrélation très étroite entre la simplicité des transformations des faisceaux concentriques et la forme générale du limbe. Plus la feuille est profondément lobée, plus il y a pour tous les faisceaux, des étranglements et des coalescences fréquentes et compliquées. Au contraire, moins les lobes sont développés et moins les modifications sont importantes. Enfin, dans le cas d'une feuille entière, c'est-à-dire dépourvue de tout lobe, tout se borne à quelques anastomoses.

D'une manière générale les faisceaux concentriques conservent leur forme dans les nervures principales du limbe jusqu'à une certaine distance du sommet du pétiole. Elle finit cependant par disparaître et se trouve remplacée par la structure hémi-concentrique. Plus loin celle-ci disparait à son tour et finalement se trouve remplacée par la structure fusiforme dont nous connaissons les transformations ultimes dans les fines nervures.

V. — Comparaison des faisceaux concentriques avec les stèles des Auricules et des Gunneres (1).

Les faisceaux concentriques et les stèles, telles qu'on les rencontre dans la tige des Auricules et le pétiole des Gunneres, pré-

---

(1) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, page 853.
(2) Kamienski, n° 26, p. 143.
De Bary, n° 2, p. 353.
Franchet, n° 18, a et b, p. 264 et 61.
Van Tieghem et Douliot, n° 44, p. 276.
Dangeard et Barbé, n° 14, p. 307.
Pitard, n° 37.
Bouygues, n° 6, a, b, c,

sentent des analogies de structure tellement profondes qu'il m'a paru nécessaire d'en dire quelques mots.

D'une manière générale, le système vasculaire d'une plante se compose de faisceaux libériens et de faisceaux ligneux. Ces faisceaux affectent, le plus souvent, deux modes d'arrangement. Ils sont séparés comme dans la racine ; ils sont réunis comme dans la tige et la feuille et donnent naissance dans ce cas à des faisceaux libéro-ligneux. Séparés ou réunis, ces faisceaux peuvent se grouper en un ou plusieurs cercles autour d'un même axe ; ailleurs ils se groupent en plusieurs cercles ayant chacun leur axe propre et enveloppés par les éléments d'un parenchyme général. Enfin il peuvent être isolés et individuellement enveloppés d'une gaine.

« Pour abréger appelons stèle l'ensemble de faisceaux conduc-
» teurs et de conjonctif qui compose un cylindre central ; nous
» dirons alors que la disposition de l'appareil conducteur est
» monostélique dans le premier cas, polystélique dans le second,
» astélique dans le troisième. » (1)

Cette conception de la stèle écarte définitivement de son cadre les faisceaux concentriques, malgré les analogies profondes qu'ils présentent avec un cylindre central et surtout avec les stèles de la tige des Auricules, de la tige et du pétiole des Gunneres.

Cette ressemblance est si marquée qu'on est en droit de se demander si le système vasculaire des Auricules et des Gunneres est bien le résultat du groupement circulaire de faisceaux libéro-ligneux distincts les uns des autres autour d'axes différents et par conséquent si ce sont réellement des stèles. Pour résoudre ce problème, je me suis adressé à l'anatomie d'une part, et au développement d'autre part. L'une et l'autre méthode ont confirmé pleinement ma manière de voir, à savoir que les stèles des Gunneres et des Auricules sont des faisceaux concentriques *tels que nous les avons définis dans notre travail.*

(1) Van Tieghem, n° 41, p. 275.

a. **Caractères anatomiques comparés.**

Afin de ne pas intervenir dans la description des stèles d'Auricules et de Gunneres j'ai cru devoir citer sans y rien modifier, la description entière qu'en ont donnée MM. Van Tieghem et Douliot.

STÈLE DE LA TIGE DES AURICULES. — « La dernière de ces » assises circulaires porte les plissements échelonnés qui caractérisent l'endoderme. Sous l'endoderme, la stèle commence » par un péricycle formé d'un ou de deux rangs de cellules à » parois minces ; puis viennent, suivant le diamètre de la stèle

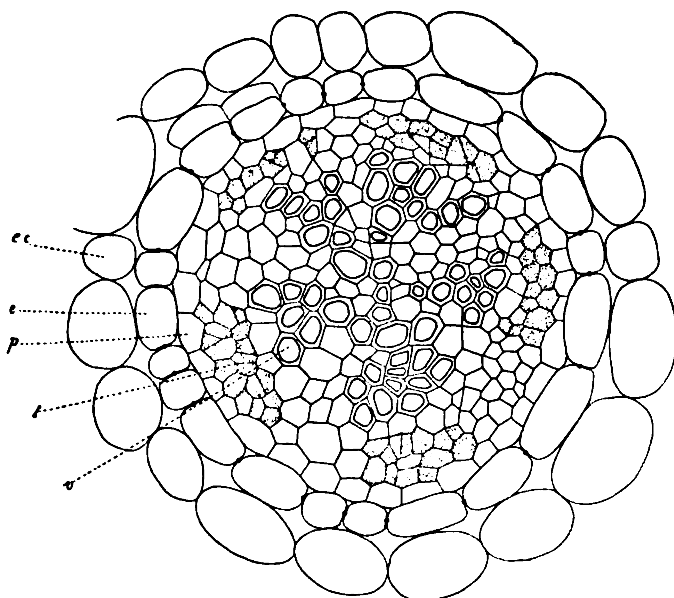


FIGURE 22. — Stèle de la tige d'*Auricules* d'après MM. Van Tieghem et Douliot — *ec*. Ecorce : *e*. Endoderme avec épaississements latéraux lignifiés : *p* Péricycle : *l*. Liber ; *b*. Bois.

» considérée, au moins deux, le plus souvent trois, quatre, cinq » et jusqu'à huit ou dix petits faisceaux libériens séparés par » autant de rayons péricycliques. Leur nombre indique celui des » faisceaux libéro-ligneux qui entrent dans la composition de la » stèle. En dedans de chacun de ces faisceaux libériens se trouve » en effet un faisceau ligneux à développement centrifuge, formé

» de vaisseaux et de parenchyme à parois minces ; latéralement,
» ces vaisseaux ligneux peuvent être séparés par d'étroits
» rayons, mais souvent ils confluent en un anneau ligneux
» continu. Si la stèle est très étroite, chacun de ces faisceaux
» part du centre même où il touche ses voisins : il n'y a pas de
» moelle. Si la stèle est plus grosse chaque faisceau ligneux se
» différencie à partir d'un point situé à quelque distance du
» centre et la région centrale est occupée par une moelle, formée
» de cellules étroites et longues, à parois quelquefois minces
» plus souvent épaissies et lignifiées.... Par contre, les rayons
» péricycliques n'existent pas toujours ; il n'est pas rare que les
» faisceaux libériens confluent latéralement tous ensemble sous
» le péricycle en un anneau continu entourant l'anneau ligneux ;
» il devient alors impossible de préciser le nombre de faisceaux
» libéro-ligneux qui composent la stèle. »

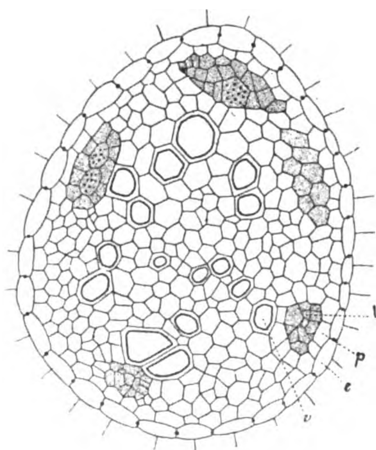


FIGURE 23. — Stèle de la tige et du pétiole de Gunnères d'après MM. Van Tieghem et Douliot ; mêmes lettres que précédemment.

Je dois tout spécialement noter ici cette homogénéité possible de la couronne libérienne et la disposition en séries radiales des éléments non différenciés de la plage ligneuse.

STÈLE DE LA TIGE DES GUNNÈRES. — «..... Sous l'endoderme
» s'étend une ou deux rangées de cellules à parois minces for-

» mant le péricycle ; puis viennent au moins deux, ordinairement » quatre à six groupes libériens à larges tubes criblés, séparés » latéralement par du parenchyme ordinaire continuant le péri- » cycle ; en dedans de chacun de ces groupes libériens on trouve » tout autant de paquets de vaisseaux spiralés, larges en dehors, » étroits en dedans, entremêlés de parenchyme, et qui consti- » tuent des faisceaux libéro-ligneux qui composent la stèle. Ces » vaisseaux du bois confluent latéralement et ordinairement » aussi au centre, sans laisser de moelle. Les stèles de la feuille » ont la même structure (1).

Telle est la description anatomique que MM. Van Tieghem et E. Douliot ont donnée des stèles visibles dans la tige des Auricules, dans la tige et le pétiole des Gunneres.

J'ai étudié de mon côté les stèles de la tige des Auricules, du pétiole et de la tige des Gunneres. Comme caractères généraux elles présentent de la périphérie vers le centre :

1° Une *gaine* avec plissements latéraux ;

2° Un *péricycle* formé de une à deux assises ;

3° Un *anneau libérien* toujours homogène, continu ou discontinu ;

4° Un *anneau ligneux* continu ou discontinu ;

5° Une moelle, grande *(Auricula Balbisii, A. Maximowiczii)*, petite ou nulle ; *(Auricula ursi, A. latifolia, A. commutata, A. carniolica, A. Delavayi.)*

Comparons ces caractères généraux à ceux des faisceaux concentriques. Ceux-ci possèdent en allant de la périphérie vers le centre :

1° Une *gaine* avec des plissements latéraux dans la plupart des cas ;

2° Un *péricycle* formé de une à deux assises, parfois épaissies ;

3° Un *anneau libérien* continu *(Alchemilla, Saxifraga sarmentosa ; Acanthus mollis ;* etc), ou discontinu *(Robinia ; Cercis,* etc.)

4° Un *anneau ligneux* continu ou discontinu ;

5° Une *moelle* grande, petite ou nulle.

---

(1) Van Tieghem, n° 44, p. 316.

Il ressort de la comparaison des structures anatomiques de ces deux formes fasciculaires que les stèles de la tige des Auricules, de la tige et du pétiole des Gunneres sont identiquement semblables aux faisceaux concentriques tels que nous les avons définis dans notre travail.

b. **Développement comparé.**

Les caractères anatomiques, ne sont pas les seuls à démontrer l'analogie qui existe entre les faisceaux concentriques et les stèles des Gunneres et des Auricules. A côté de ces caractères, il en apparaît d'autres, tout aussi importants que les précédents, et que l'étude du développement nous fournit.

Chaque stèle de Gunneres ou d'Auricules dérive d'un seul cordon de procambium. Celui-ci suit dans son développement une marche identique à celle d'un cordon circulaire de procambium engendrant un faisceau concentrique. Quant à la différenciation et à l'accroissement des diverses parties constituantes, ils ne présentent rien de fixe. Les stèles se rapprochent encore en cela des faisceaux concentriques. Les variations de la différenciation et de l'accroissement ne se produisant pas suivant un plan fixe entrainent dans la suite, les modifications que présentent à l'état adulte les stèles de Gunneres et d'Auricules : couronne libérienne plus ou moins continue ; plage ligneuse continue ou discontinue ; existence ou absence d'une moelle, etc. ; caractères anatomiques qui sont communs avec ceux des faisceaux concentriques.

L'identité d'origine, de développement, de différenciation et d'accroissement est donc nettement établie entre les faisceaux concentriques, tels que nous les avons définis dans notre travail, et les stèles de la tige des Auricules, du pétiole et de la tige des Gunneres.

L'identité de ces deux formes vasculaires étant reconnue, il est utile de rechercher comment MM. Van Tieghem et Douliot ont été amenés à considérer comme des stèles les faisceaux des Auricules et des Gunneres.

Rapportons-nous à la figure 19. Les auteurs envisagent comme faisceau, l'assemblage libéro-ligneux *(c e)*.

Or, est-ce bien là un faisceau vasculaire répondant à la définition qui en a été donnée par MM. Van Tieghem et Douliot à la page 276 de leur travail sur la polystélie ?

D'après les recherches de M. G. Bonnier et celles que j'expose dans ce travail, un *faisceau libéro-ligneux dérive toujours d'un seul cordon de procambium.* Ce cordon peut être fusiforme en coupe transversale : il engendre alors des faisceaux fusiformes ; il peut être cylindrique et par conséquent circulaire en coupe transversale et dans ce cas il engendre une des trois formes fasciculaires suivantes; faisceau concentrique, faisceau hémi-concentrique, faisceau rayonné.

Ceci posé, le faisceau *v e* de la figure 21 se différenciera-t-il à l'aide d'un cordon de procambium individuel ?... Non. Il se différencie aux dépens d'un cordon de procambium général qui donne naissance à toute la prétendue stéle. Il naît à la périphérie des îlots libériens plus ou moins éloignés les uns des autres, en face desquels les cellules qui les surmontent engendrent des files radiales de cellules préligneuses. Ces groupements de liber et de bois séparés les uns des autres par des rayons médullaires de largeur variable, donnent l'impression de faisceaux disposés en cercle. Ce ne sont pourtant pas des *faisceaux comparables aux faisceaux fusiformes et dont l'orientation et l'association peuvent constituer la stèle, car ces assemblages de liber et de bois ne dérivent pas individuellement d'un cordon de procambium fusiforme en coupe transversale; ils se différencient tous aux dépens d'un même cordon de procambium circulaire en coupe transversale. Ce n'est donc pas une seule unité de cette formation qu'on doit envisager comme étant un faisceau ; c'est l'ensemble de ces unités qui constitue le faisceau.*

B

VI. — Faisceaux hémi-concentriques.

Dans un très grand nombre de plantes il existe des faisceaux concentriques incomplets, dans lesquels le bois et le liber de la région supérieure ont avorté : nous leur avons donné le nom de

faisceaux *hémi-concentriques*. On peut les classer en deux catégories suivant leur origine. Les uns dérivent de la transformation lente et progressive de faisceaux concentriques, par disparition de liber et de bois sur une certaine étendue; de tels faisceaux hémi-concentriques sont par conséquent capables de retourner à la forme primitive (*Alchemilla, Saxifraga, Phlomis*, etc.). Les autres au contraire possèdent à tous les niveaux la structure *hémi-concentrique* et ne montrent, en aucun cas, un retour à la forme concentrique. Il est impossible de dire si ce retour serait possible. Les faisceaux de la première catégorie

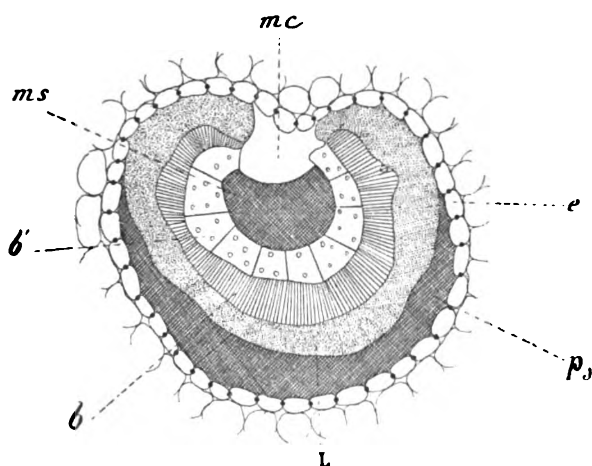


Figure 24. — Coupe transversale effectuée dans la région moyenne d'un pétiole adulte de *Saxifraga lasiophylla* et montrant un des faisceaux hémi-concentriques. — *mc*. Moelle collenchymateuse ; *ms*. Moelle seléreuse ; *b*. Parenchyme ligneux cellulosique possédant quelques rares trachées ; *b*. Bois ; *L*. Zone péricyclo-libérienne dont une partie (*ps*.) est sclérifiée ; *e*. Gaine.

possèdent une structure identique à celle des faisceaux concentriques dont ils dérivent. Seules les couronnes libérienne et ligneuse subissent une résorption plus ou moins accentuée suivant les niveaux considérés.

Les faisceaux de la deuxième catégorie comportent quelques caractères anatomiques particuliers. Nous en étudierons un certain nombre.

Saxifraga lasiophylla.

(Saxifragées.)

Le pétiole de *Saxifraga lasiophylla* possède dans sa région moyenne un seul faisceau hémi-concentrique. Il comporte de la périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne* une *moelle*.

La *gaine* est formée de petites cellules épaissies latéralement et lignifiées. Elle entoure complètement le faisceau. La *zone péricyclo-libérienne* est nettement établie sur tout le pourtour du faisceau. Elle affecte la forme d'une bande scléreuse du côté de la région inférieure et demeure cellulosique partout ailleurs. La *zone libérienne* proprement dite forme une couronne faiblement interrompue à la face supérieure du pétiole. Il en est même de la *couronne ligneuse* qui possède partout ailleurs quelques rares trachées disposées sans ordre et séparées les unes des autres par un parenchyme cellulosique abondant. La *moelle* est formée d'éléments légèrement épaissis et cellulosiques dans le vide laissé par la résorption du liber et du bois ; elle est fortement lignifiée vers le centre.

Une pareille structure se retrouve dans *S. Heuffolii*.

Saxifraga dentata.

(Saxifragées.)

Le pétiole de *Saxifraga dentata* présente dans sa région moyenne un système vasculaire composé de sept faisceaux. Le moyen est franchement hémi-concentrique. Il présente les cinq mêmes régions que le précédent. La *gaine* est continue ; elle est formée de cellules régulières latéralement épaissies et lignifiées. Elle est amylifère. La *couronne péricyclo-libérienne* est discontinue du côté de la région supérieure du faisceau. Certaines de ses cellules situées à la face inférieure du pétiole se lignifient fortement et forment, au-dessous de la gaine, une bande scléreuse assez allongée. La *couronne libérienne* et la plage ligneuse sont largement interrompues en haut. La *moelle* est entièrement cellulosique et comble le vide laissé par la résorption du liber et du bois se transformant en collenchyme.

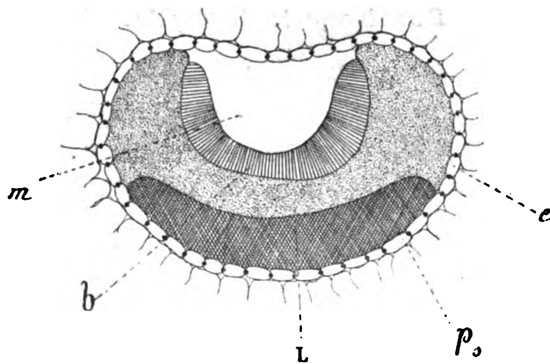


Figure 25. — Coupe transversale d'un pétiole adulte de *Saxifraga dentata*. — *m*. Tissu procambial non différencié en liber et en bois et représentant la moelle ; *b*. Bois ; *L*. Plage péricyclo-libérienne dont une partie (*ps*.) est sclérifiée ; *e*, Gaine.

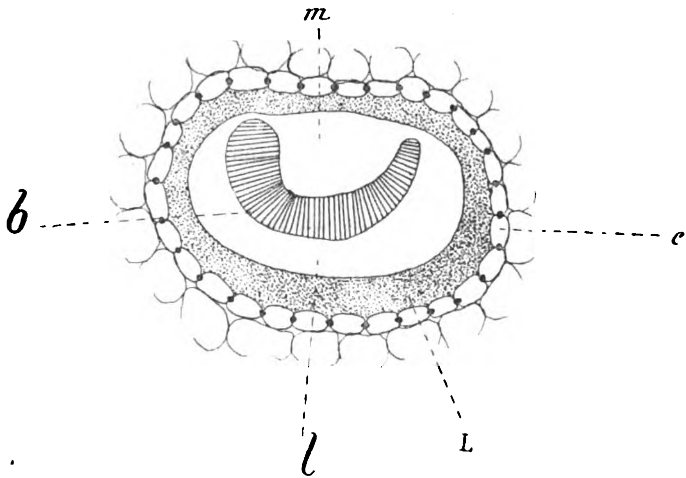


Figure 26. — Coupe transversale effectuée dans un pétiole adulte de *Saxifraga hirsuta*. — *m*. Tissu procambial non différencié en liber et en bois et représentant la moelle ; *b*. Bois ; *l*. Liber ; *L*. Zone péricyclo-libérienne ; *e*. Gaine.

Saxifraga hirsuta.

(Saxifragées.)

Nous retrouvons dans le pétiole de *Saxifraga hirsuta* la structure hémi-concentrique. Le faisceau médian présente aussi de la

périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *couronne ligneuse*, une *moelle*.

La *gaine* est continue; elle possède encore des parois radiales épaissies et lignifiées. La zone *péricyclo-libérienne* est fortement collenchymateuse. Épaisse dans la région inférieure du faisceau, elle se réduit sensiblement à la partie supérieure. La *plage ligneuse* est interrompue en cet endroit. La *moelle* est entièrement collenchymateuse; une structure identique se retrouve dans *S. rubra; S. carpetana; Primula elatior;* etc.

Primula rubra.

(Primulacées.)

La partie très réduite du limbe qu'on peut, à la rigueur, envisager comme pétiole, présente à sa base cinq faisceaux. Le moyen, de beaucoup le plus développé, est hémi-concentrique. Les autres sont concentriques. Le faisceau moyen présente, comme toujours, de la périphérie au centre : une *gaine*, une zone *péricyclo-libérienne*, une *couronne libérienne*, une *plage ligneuse*, une *moelle*. La *gaine* est formée d'éléments latéralements épaissis et lignifiés. Elle est légèrement déprimée à la face supérieure du faisceau. La zone *péricyclo-libérienne* rappelle la constitution anatomique de la région correspondante de *Saxifraga lasiophylla*. Les *couronnes libériennes et ligneuses* sont interrompues du côté de la face supérieure de l'organe. La *moelle* est en partie lignifiée ; cette dernière région forme un massif scléreux entouré de tous les côtés par du parenchyme ligneux cellulosique légèrement épaissi et possédant çà et là quelques trachées.

Pyrus intermedia

(Rosacées.)

Le pétiole de *Pirus intermedia* offre à son sommet et en coupe transversale, cinq faisceaux disposés en arc largement ouvert en haut. Les faisceaux situés de part et d'autre du faisceau médian sont hémi-concentriques. On y reconnait les cinq régions fonda-

mentales avec interruption des couronnes péricyclo-libérienne et ligneuse, du côté de la face supérieure du pétiole. Les mêmes faisceaux existent à la base de l'organe.

Bauhinia grandiflora

(Légumineuses.)

Le pétiole de *Bauhinia grandiflora* vu en coupe transversale, présente en son milieu un système central annulaire surmonté de chaque côté d'un faisceau hémi-concentrique. Celui-ci présente, de la périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *bande libérienne*, une *plage ligneuse*. La *gaine* ne possède aucun des caractères spécifiques que nous lui avons reconnu jusqu'ici. Elle est formée par une assise de parenchyme général dont les éléments ne présentent aucune particularité distinctive. La zone *péricyclo-libérienne* a la forme d'un croissant fortement épaissi et lignifié. Elle est très développée dans une certaine région du faisceau tandis que dans la région opposée elle se réduit à deux assises de cellules. La *couronne libérienne*, très peu développée, est discontinue. Il en est de même de la *couronne ligneuse* qui est réduite à un petit nombre de trachées disposées en séries radiales et convergentes. La *moelle* n'existe pas. Nous retrouvons des faisceaux hémi-concentriques de la deuxième catégorie dans certaines *Alchemilla*, dans le pétiole de *Verbascum Olympicum*, à la base du pétiole d'*Ehretia serrata*, au milieu du pétiole de *Sophora japonica*, dans beaucoup d'autres *Saxifraga*, etc.

VII. — Structure des faisceaux hémi-concentriques.

Comme les faisceaux concentriques, les faisceaux hémi-concentriques possèdent, en allant de la périphérie au centre : une *gaine*, une *zone péricyclo-libérienne*, une *zone ligneuse*, une *moelle*.

1° La *gaine* est généralement formée de petites cellules régulières latéralement épaissies et lignifiées ; de plus elles sont amylifères. D'autres fois, les éléments qui la constituent ne comportent aucun de ces deux caractères distinctifs.

2° La *zone péricyclo-libérienne*, dont les éléments sont cellulosiques et épaissis, forme un anneau incomplet. Parfois le péricycle s'individualise très nettement grâce à la minceur des membranes de ses cellules. Dans ce cas, il existe un péricycle et une couronne libérienne primaires distincts l'un de l'autre.

3° La *couronne libérienne* proprement dite forme un anneau toujours incomplet. A part cette interruption elle est continue partout ailleurs.

4° La *couronne ligneuse* présente une interruption vis-à-vis de celle du liber. La plage ligneuse comporte du parenchyme et des vaisseaux. Le parenchyme est plus ou moins abondant suivant les cas et toujours cellulosique. Les vaisseaux sont des trachées disposées en séries radiales et convergentes.

5° La *moelle* est généralement cellulosique ; mais elle peut, dans certains cas, s'épaissir et se lignifier fortement vis-à-vis de l'interruption des couronnes libérienne et ligneuse et former en cet endroit une masse scléreuse plus ou moins importante.

VIII. — Origine et développement des faisceaux hémi-concentriques.

Quelle que soit la catégorie à laquelle appartiennent les faisceaux hémi-concentriques, ils dérivent toujours d'un cordon de procambium cylindrique qui se différencie aux dépens du méristème vasculaire, d'après la marche que nous avons établie pour les faisceaux rayonnés et les faisceaux concentriques. Le liber apparaît le premier à la périphérie de ces cordons, sous forme d'ilots très voisins les uns des autres et disposés en couronne incomplète. Chaque ilot possède, tout d'abord, un seul tube criblé apparaissant dans la deuxième ou troisième assise extérieure du faisceau ; cette couronne d'éléments extérieurs constitue le péricycle. Les cellules situées au contact de ces premiers tubes criblés, en dedans, sont destinées à donner du liber. Elles forment une couronne partielle continue et prennent des cloisonnements dans tous les sens. Au contraire, celles qui sont extérieures à cette couronne ont un accroissement radial et ne se cloisonnent que dans le sens tangentiel. Elles engendrent des files rayonnantes ; mais ces files manquent en face de l'interruption de l'anneau libérien ; il en résulte que le bois manquera dans l'endroit où le

liber n'apparaît pas. Dans cette plage pré-ligneuse, les éléments disposés en séries radiales et convergentes, se différencient ensuite en direction centrifuge.

Quant aux cellules situées dans la coupure de l'anneau, caractérisées par l'absence de cloisonnements, elles grandissent un peu, puis d'ordinaire épaississent leurs parois en donnant du collenchyme ou même du parenchyme scléreux.

Telle est la différenciation primordiale d'un faisceau hémi-concentrique. Ce premier développement est général. La différenciation et l'accroissement qui s'opèrent ensuite suivent une marche qui ne présente plus rien de fixe ; de là les variations des caractères anatomiques des faisceaux hémi-concentriques suivant qu'on les envisage dans telle ou telle espèce. Nous pourrions répéter sans y rien changer, tout ce que nous avons dit à ce propos sur les faisceaux concentriques.

C

IX. — Pseudo-Faisceaux concentriques.

La forme fasciculaire dont nous allons nous occuper maintenant comprend deux catégories de pseudo-faisceaux :

a. Les pseudo-faisceaux concentriques normaux :

b. Les pseudo-faisceaux concentriques inverses.

a. Les pseudo-faisceaux concentriques normaux sont formés par la réunion d'un petit nombre de *faisceaux fusiformes* qui s'orientent suivant un cercle. Ces pseudo-faisceaux sont en réalité des *stèles* telles qu'on les rencontre dans un grand nombre de pétioles. En généralisant cette définition des pseudo-faisceaux concentriques, nous pourrons dire que le cylindre central d'une tige est un pseudo-faisceau concentrique normal. Pour les nombreux pétioles où l'on observe un système libéro-ligneux en cercle fermé, ce système ressemble aussi à une stèle. Mais le terme de pseudo-faisceau concentrique est préférable car l'origine des parties de ce système est variée, comme nous l'avons montré. Nous ne nous y arrêterons pas.

b. Les pseudo-faisceaux concentriques inverses forment une catégorie très intéressante, tant au point de vue de leur anatomie que de leur mode de formation. Ils méritent d'être décrits ici.

X. — Pseudo-Faisceaux concentriques inverses [1].

La forme pseudo-concentrique inverse possède une disposition inverse de la forme concentrique normale. Le liber occupe le centre du pseudo-faisceau tandis que le bois forme un anneau plus ou moins continu à sa périphérie. Je n'ai pas l'intention d'entrer dans tous les détails anatomiques que comporterait une étude minutieuse de ces formes qui peuvent varier à l'infini. Je me bornerai simplement à exposer quelques données générales sur leur structure, leur origine et leur développement. Ces formations anormales se rencontrent surtout dans le pétiole des feuilles à système vasculaire compliqué.

Acer platanoides (Acérinées) ; *Æsculus Hippocastanum, Pavia rubra* (Hippocastanées) ; *Walsura villosa* (Méliacées) ; *Simaba glanduligera* (Simaroubées) ; *Icicopsis Brasiliensis* (Burséracées) ; *Ailantus glandulosa* (Térébinthacées) ; *Hydrangea quercifolia* (Saxifragées) ; *Apium graveolens* (Ombellifères) ; *Campanula rapunculoides* (Campanulacées) ; etc., etc.

Ils comportent une plage libérienne centrale et un bois périphérique, sans péricycle ni gaine distincts du parenchyme général. La plage libérienne présente, en coupe transversale, une forme circulaire ou allongée. Son étendue est variable suivant les niveaux considérés. Elle est formée de parenchyme et de vaisseaux. On y distingue parfois, dans la région du centre, une ou plusieurs cellules réunies en ilots qui, par leurs caractères anatomiques, rappellent de très près les éléments du parenchyme général dans lequel les pseudo-faisceaux concentriques inverses sont encore plongés. Ce sont, en effet, des inclusions du parenchyme général. Ces cellules peuvent se multiplier et engendrer des éléments qui s'épaississent et se lignifient fortement,

---

(1) Sanio, n° 40, p. 179.
de Bary, n° 2, p. 352 et suivantes.
Weiss, n° 46.
Trécul, n° 42, **b**, p. 247.
Petit, n° 35, p. 169.
Möbius, n° 32, p. 2.
Van Tieghem, n° 44, **b**, p. 759.
J. E. Weiss, n° 47, p. 280.

constituant ainsi, au centre de la plage libérienne, un ou plusieurs îlots de sclérenchyme. La plage ligneuse peut former un anneau complet périphérique *(Hydrangea)*, mais le plus souvent elle est interrompue *(Ailanthus)*. Elle comporte du parenchyme et des vaisseaux. Lorsque le parenchyme est abondant, le nombre des vaisseaux est relativement petit. Les vaisseaux sont des trachées disposées en files rayonnantes autour du liber. Le calibre des trachées est variable. Les plus grandes sont localisées au voisinage du liber ; les plus petites occupent le sommet extérieur des files radiales où elles forment un anneau continu ou discontinu, circulaire ou ondulé, directement en contact avec les cellules du parenchyme général. Telle est, en peu de mots, la structure générale d'un pseudo-faisceau concentrique inverse.

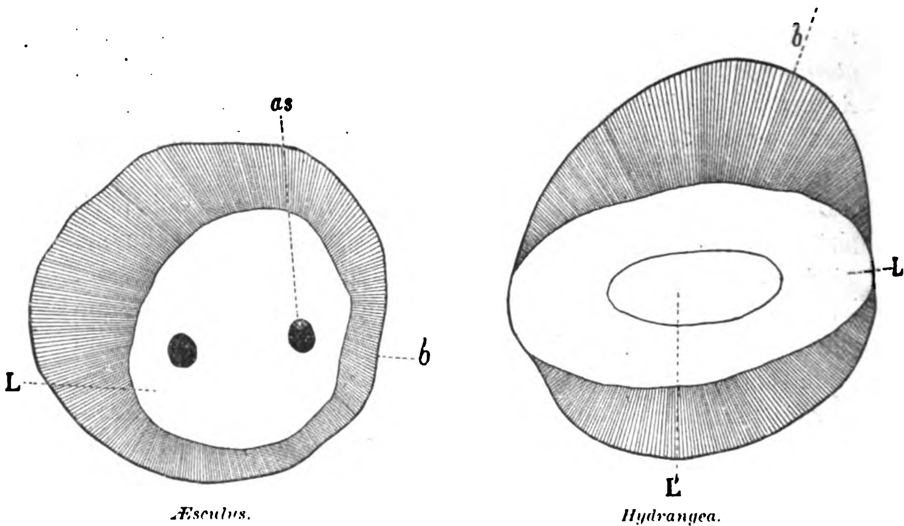


FIGURE 27. — Pseudo-faisceaux concentriques d'*Æsculus Hippocastanum* et d'*Hydrangea quercifolia*. — *b*. Bois ; *as*. Ilot scléreux ; *L*. Liber et Parenchyme général ; L'ilot de cellules parenchymateuses non différenciées.

X. — Origine et développement des pseudo-faisceaux concentriques inverses.

a. ORIGINE. — Les pseudo-faisceaux concentriques inverses, généralement localisés dans l'intérieur de l'arc vasculaire inférieur, prennent naissance aux dépens du méristème vasculaire

surnuméraire que nous avons étudié dans le premier chapitre de ce travail. Du reste, dans toutes les feuilles que nous avons examinées, nous avons toujours constaté une liaison étroite entre l'existence du méristème surnuméraire, et celle des formes vasculaires supplémentaires différenciées à l'intérieur de la concavité de l'arc inférieur.

b. DÉVELOPPEMENT. — Faisons des coupes en séries dans de très jeunes pétioles d'*Hydrangea quercifolia* par exemple. Nous y remarquons, de la base au sommet, l'existence d'un arc vasculaire inférieur largement ouvert du côté de la face supérieure, et dont la concavité, de plus en plus profonde à mesure qu'on se rapproche du limbe, est toujourscomblée par les séries cellulaires du méristème vasculaire surnuméraire.

Prenons un pétiole un peu plus âgé, et faisons des coupes transversales en séries que nous examinerons de la base au sommet. Nous reconnaîtrons à la base même de l'organe, une différenciation primordiale en trois régions : épiderme, écorce, méristème vasculaire. Celui-ci possède déjà à cet âge, des faisceaux fusiformes ayant atteint une différenciation et un accroissement marqués. A mesure qu'on s'éloigne de la base, on voit que l'écorce multiplie ses cellules, engendrant des séries verticales qui comblent peu à peu la concavité de l'arc inférieur. Les cellules les plus internes de ces séries cessent de se cloisonner tangentiellement et modifient leur contour tandis que d'autres deviennent le foyer de cloisonnements actifs dirigés en tous sens et engendrent un certain nombre de *cordons* de *procambium fusiformes* en coupe transversale. Chacun d'eux possède à une de ses extrémités un ilot libérien débutant par un seul tube criblé. Les cellules du cordon qui surmontent cet ilot prennent des cloisonnements tangentiels et engendrent une plage préligneuse qui donnera plus tard naissance aux trachées. Ces cordons fusiformes sont peu nombreux et orientés dans un sens quelconque aux environs de la base du pétiole. Ils deviennent de plus en plus nombreux à mesure qu'on s'éloigne de la base du pétiole et se rapprochent les uns des autres. En même temps leur orientation change continuellement d'un niveau à l'autre. A un moment donné, ils s'accolent par leurs régions prélibériennes : les régions pré-ligneuses étant dépourvues de toute contiguïté.

A partir de ce moment, le pseudo-faisceau concentrique inverse est constitué.

Jusqu'à ce stade, le développement des pseudo-faisceaux concentriques est général. La différenciation et l'accroissement qui suivent ne présentent plus rien de général. De là les formes multiples que peut affecter cette association vasculaire anormale.

La coalescence des plages libériennes peut être incomplète. Dans ce cas, les îlots libériens emprisonnent entre eux une certaine portion de parenchyme général. Ce parenchyme appartenant à un méristème vasculaire peut à son tour se différencier en liber, mais, dans bien des cas, il ne se différencie pas et conserve toujours les caractères d'un parenchyme.

De même les rayons inter-fasciculaires qui séparent les plages ligneuses peuvent à leur tour se transformer en séries radiales trachéennes : dans ce cas, la plage ligneuse du faisceau concentrique inverse est continue. Au contraire, si ces mêmes rayons demeurent sans différenciation, la plage ligneuse est discontinue et les interruptions sont d'autant plus importantes et nombreuses que le parenchyme est plus abondant. Il existe tous les intermédiaires pour ces groupements particuliers de faisceaux fusiformes, depuis l'association simple où les faisceaux restent bien distincts, séparés par du parenchyme général non transformé, jusqu'au fusionnement où les faisceaux sont soudés intimement par différenciation en liber et en bois du parenchyme intercalé.

Ce rapide exposé du développement des faisceaux concentriques inverses suffit pour nous montrer leur origine. Tous sans exception dérivent de l'accolement par leurs régions prélibériennes de cordons de procambium, fusiformes en coupe transversale. Même lorsque la soudure est parfaite à l'état adulte, ces formations anormales doivent être considérées comme étant le résultat de la réunion de faisceaux fusiformes d'abord indépendants les uns des autres, et qui, par suite d'influences encore inconnues, se sont rapprochés, réunis par leurs régions libériennes puis fusionnés par différenciation homogène du parenchyme enclavé.

Nous sommes donc autorisé à substituer désormais au nom de faisceau concentrique inverse que nous avions adopté

tout d'abord, celui de *pseudo-faisceau concentrique inverse*. Ils ne dérivent pas en effet d'un seul cordon de procambium comme les faisceaux concentriques vrais et les faisceaux rayonnés, mais au contraire de l'association et du groupement de plusieurs faisceaux de procambium indépendants les uns des autres dès l'origine.

Cette manière d'envisager les pseudo-faisceaux concentriques inverses au point de vue de leur développement, trouve du reste, une confirmation frappante, dans les transformations profondes qu'ils subissent au voisinage de la base à l'état adulte.

Les modifications, que nous avons vérifiées sur un grand nombre d'échantillons, ont été plus spécialement étudiées sur le pétiole d'*Hydrangea quercifolia*. Cette plante présente en effet, la particularité de posséder à l'intérieur de la concavité de l'arc inférieur du pétiole, toujours dépourvu de plage de fermeture du côté de la face supérieure, un seul faisceau concentrique inverse. Tous les faisceaux fusiformes qui, près de la base, sont situés en dedans de l'arc inférieur appartiennent donc bien aux pseudo-faisceaux concentriques inverses que l'on trouve plus haut et les modifications qu'on peut enregistrer se rapportent bien à eux et non à d'autres formations.

Hydrangea quercifolia.

(Saxifragées.)

Prenons un pétiole adulte d'*Hydrangea quercifolia* et effectuons des coupes transversales distantes les unes des autres de un centimètre. En les examinant de la base au sommet, nous trouvons au voisinage de la base, un arc régulier de faisceaux fusiformes espacés les uns des autres et largement ouverts du côté de la face supérieure. A un niveau supérieur on aperçoit, dans le parenchyme qui remplit la concavité, quelques faisceaux supplémentaires dont les plages ligneuses sont différemment orientées. Ces faisceaux augmentent de nombre à mesure qu'on s'éloigne de la base et varient d'un niveau à l'autre. Ce ne sont qu'accolements successifs des plages libériennes et changement constant d'orientation des plages ligneuses. Tout ce processus, quelquefois des plus compliqués, entraîne la formation de deux pseudo-faisceaux possédant une masse libérienne interne très

développée entourée par une plage ligneuse continue mais non concentrique. Le bois de cette plage ligneuse est beaucoup plus abondant vers le bas que sur les côtés latéraux et à la partie supérieure, où il se réduit à quelques séries trachéennes.

Les deux pseudo-faisceaux ne restent pas du reste longtemps distincts; on les voit se rapprocher puis se souder. A cet effet les plages ligneuses latérales qui se font vis-à-vis dans chaque pseudo-faisceau, tendent à venir se placer de plus en plus du côté de la face supérieure du pétiole et finissent par s'y établir complètement. En même temps les plages libériennes se rapprochent et s'accolent latéralement. A partir de ce moment nous n'avons plus qu'un seul pseudo-faisceau concentrique inverse.

En effectuant des coupes transversales en séries dans un autre pétiole adulte d'*Hydrangea quercifolia,* nous pouvons suivre les moindres changements qui s'opèrent dans l'orientation, le rapprochement et l'accolement des faisceaux fusiformes supplémentaires. Si nous examinons ces coupes, en allant du sommet vers la base de l'organe, nous assistons à une dissociation lente et progressive du pseudo-faisceau concentrique inverse. Celui-ci se divise en deux puis chacun d'eux se transforme en un certain nombre de faisceaux fusiformes supplémentaires dont l'orientation des plages change à chaque niveau. Ces faisceaux sont en même temps frappés d'une certaine régression dans leur nombre et leur développement propre. En même temps ils subissent un déplacement lent et progressif qui amène à bref délai, leur fusion avec les faisceaux fusiformes de l'arc inférieur.

Ces phénomènes de *régression* de *déplacement* et de *changement d'orientation* des faisceaux, si marqués ici, existent du reste à divers degrés dans tous les pétioles; ils méritent une étude particulière à laquelle j'ai consacré le paragraphe suivant.

XI. — Explication de la marche des faisceaux dans le pétiole.

Quoique contenu dans le chapitre des *faisceaux concentriques*, ce paragraphe se rapporte en réalité à tous les faisceaux. Il présentait la matière d'un chapitre, mais j'ai tenu à me borner à quelques points particuliers qui sont les suivants :

a. Régression des faisceaux.

b. Déplacements, torsions et anastomoses.

a. *Régression des faisceaux.* — D'une manière générale, l'unification d'un système libéro-ligneux, si compliqué soit-il, en un seul arc à la base d'un pétiole, est sous la dépendance de deux phénomènes bien distincts. Il y a d'une part régression lente et progressive du nombre des faisceaux fusiformes et d'autre part, diminution dans leur développement propre. Cette dernière particularité avait été observée par M. Prunet (1) en 1889, du moins en ce qui concerne les faisceaux fusiformes de l'arc inférieur. Il avait remarqué la diminution de calibre des vaisseaux, l'amincissement de leur membrane, la disparition des vaisseaux secondaires, etc., au moment où les faisceaux foliaires vont passer de la tige dans la feuille. Sitôt après « les faisceaux foliaires présentent comme un retour à leur structure première ». La réduction du système libéro-ligneux foliaire supplémentaire s'opère plus tôt par disparition des vaisseaux que par réduction de leur calibre. Le phénomène se répète du reste, pour les nervures principales, dont le contenu total de l'appareil vasculaire décroît de la base au sommet du limbe par disparition des vaisseaux.

Cette réduction dont est frappé le système vasculaire d'un pétiole au voisinage de sa base peut être mise en évidence grâce à un procédé bien simple :

Prenons deux morceaux de carton de grandeur et de poids identiques. Dessinons sur le carton A, à la chambre claire, l'image du système vasculaire médian d'un pétiole d'*Æsculus* et sur l'autre, B, l'image du système vasculaire de la base. Découpons soigneusement tout ce qui est en dehors du tracé laissé par le crayon, et plaçons les morceaux de carton représentant les systèmes vasculaires sur les plateaux d'une balance. Le système A l'emportera sur le système B.

Cette observation nous montre qu'il y a résorption du système vasculaire à la base du pétiole. Cette résorption porte surtout sur les faisceaux de la plage de fermeture ou autres formations supplémentaires ; de telle sorte qu'à la base du pétiole il ne reste plus que des faisceaux appartenant à l'arc vasculaire inférieur : faisceaux dont l'existence seule établit, depuis l'origine, une communication permanente entre le limbe et la tige.

(1) Prunet, n° 39.

b. *Déplacements, torsions et anastomoses.* — La réduction des faisceaux est toujours accompagnée de changements d'orientation, d'accolements ou de simples rapprochements de la part de ceux-ci. Pour expliquer ces divers mouvements, les auteurs (1) ont invoqué la notion de *torsion*. La constitution adulte d'un faisceau laisse subsister un doute sur l'origine de ce prétendu mouvement. On est en effet porté à le comparer au mouvement réel qu'on imprimerait à un corps long et flexible dont on tiendrait les deux bouts et qu'on ferait tourner en sens contraire. La rigidité des éléments constituant un faisceau, et la cohésion des cellules du parenchyme qui l'entourent, s'opposent à la réalisation d'un pareil mouvement à l'état adulte. De plus celui-ci ne pourrait s'effectuer sans laisser des traces de son existence (déchirures, aplatissement des cellules du parenchyme général, etc.). Ce mouvement, si toutefois il existe, doit donc s'opérer dès la formation des cordons de procambium. Mais les méristèmes vasculaires possèdent à ce moment, des cellules vivantes ne laissant pas de méats entre elles. La cohésion cellulaire y atteint son maximum d'intensité. Cette même force qui empêche tout mouvement de torsion à l'état adulte, s'y oppose encore, grâce à l'état de vie dans lequel se trouvent les cellules des méristèmes.

L'idée de torsion doit donc être abandonnée comme étant l'interprétation d'un phénomène impossible à priori.

Il nous a paru que la notion nouvelle introduite par M. Gaston Bonnier, celle d'axes polaires à partir desquels s'établit l'accroissement et la différenciation des faisceaux libéro-ligneux, peut servir à éclairer et à expliquer la marche et la rotation des faisceaux.

---

(1) Franck, nº 19, p. 384.
Trécul, nº 42, **c** et **d** ; p. 275 et suivantes ; p. 54 et suivantes.
Lotar, nº 30.
Gérard, nº 21.
Debray, nº 15, p. 74, 76 et suivantes.
Lignier, nº 29, **b**, p. 180, 296 et suivantes.
Petit, nº 35, p. 170 et pl. I.
Gidon, nº 22, p. 91 et suivantes ; planches IV et V.

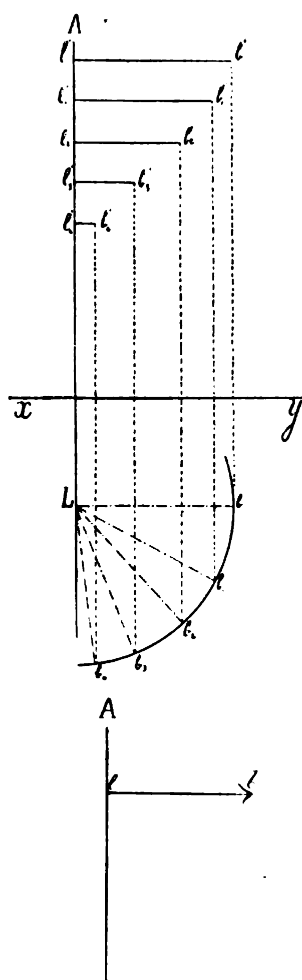


Figure 28. — **Nous avons supposé que l'axe polaire (*LB*) du faisceau conservait la même longueur à tous les niveaux**; qu'il restait parallèle **au plan horizontal et de plus que le déplacement du pôle ligneux** (*B*) s'effectuait **toujours dans le même sens**, le pôle *L* demeurant **localisé dans la même file de cellules**. La courbe engendrée par les pôles ligneux **successifs est une branche** d'hélice dont la **projection horizontale** est représentée par l'arc de cercle bb_4, dont tous les points sont **également distants** du point *L* qui est la projection horizontale commune des divers pôles **libériens situés sur une même ligne polaire.**

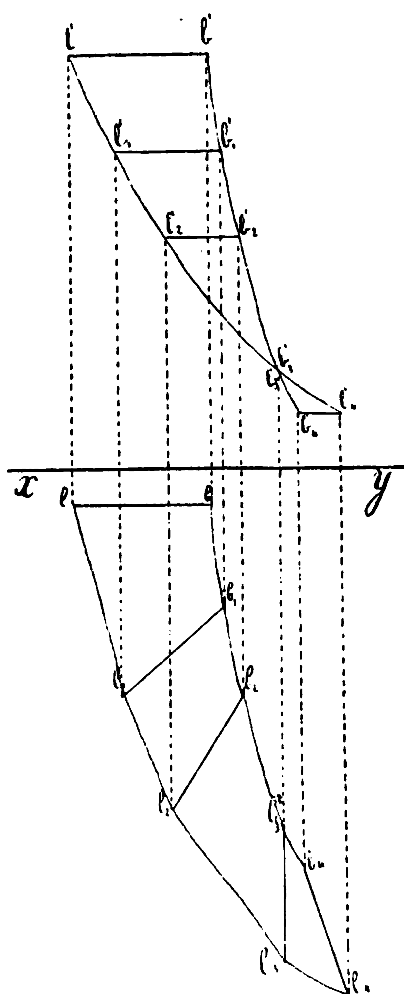


Figure 29. — **Nous avons supposé** : **1° que** l'axe polaire *LB* représenté par ses projections *lb l'b'*, conservait partout et toujours une longueur identique : **2° que** les déplacements des pôles ligneux et libériens se faisaient progressivement et dans des sens différents mais constants; **3° Enfin** que l'axe polaire *LB* restait toujours parallèle au plan horizontal. Les courbes engendrées par les pôles libériens et ligneux successifs sont des branches d'hélices représentées par leurs projections $l\ l_1$, l_2, l_3, l_4 : l', l_1, l'_2, l'_3, l'_4 : b, b_1, b_2, b_3, b_4, b', b', b_1, b_2, b_3, b_4.

1° Torsion. — Considérons un jeune faisceau qui n'est encore différencié que par ses pôles : *l*, liber, *b*, bois, dans la partie supérieure d'un pétiole et supposons que le pôle libérien se maintienne toujours dans la même file longitudinale *A* jusqu'à la base du pétiole.

Si le pôle ligneux *b* au lieu de se maintenir dans la même file longitudinale est apparu dans la file *b'* un peu plus bas que *b* ; dans la file *b"* un peu plus bas que *b'*, et ainsi de suite, on voit que l'axe polaire *l*, *b*, occupe des situations successives dans l'espace qui figurent une hélice. La fig. 28 représente la projection verticale et horizontale de cette hélice.

Le faisceau qui en résultera sera un faisceau tordu. Mais ce faisceau ne s'est pas tordu : *il est né tordu.* La ligne des pôles ligneux, elle-même, n'a jamais été droite ; elle est apparue en spirale. Cette torsion peut atteindre 180°, ce qui est un cas assez fréquent. Assez souvent les deux pôles se déplacent en sens contraire et latéralement ; la rotation s'effectuant alors autour d'un axe intermédiaire.

2° Déplacements avec torsions. — Considérons maintenant un faisceau libéro-ligneux représenté encore uniquement par ses pôles *l* et *b;* admettons que simultanément le pôle ligneux et le pôle libérien du faisceau *lb* apparaissent non dans la même file, mais dans des files différentes. Par exemple au sommet du pétiole, ces pôles occupent les situations *lb* ; un peu au-dessous les files cellulaires *l* et *b* n'ont rien produit ; ce sont les files *l'* et *b'* qui ont produit les pôles ; plus bas encore, ce sont les files *l"* et *b"* et ainsi de suite. On voit que l'axe polaire *lb* occupe dans l'espace, à différents niveaux, des situations successives qui figurent une surface courbe. La fig. 29 représente la projection horizontale et verticale de cette surface. Ces deux mouvements combinés peuvent amener le rapprochement de deux faisceaux. En réalité, ils ne se sont pas rapprochés, ils ne se sont pas déplacés : *ils sont nés rapprochés, ils sont nés déplacés.*

3° Déplacement, torsion et anastomoses. — Les trois mouvements combinés ensemble, peuvent permettre d'expliquer très facilement la formation des faisceaux inverses. La fig. 30 repré-

sente un cas fréquemment réalisé. De semblables déplacements peuvent se produire, non seulement avec deux faisceaux, mais avec un plus grand nombre, de sorte qu'on peut avoir des pseudo-faisceaux de forme et de dimensions variables.

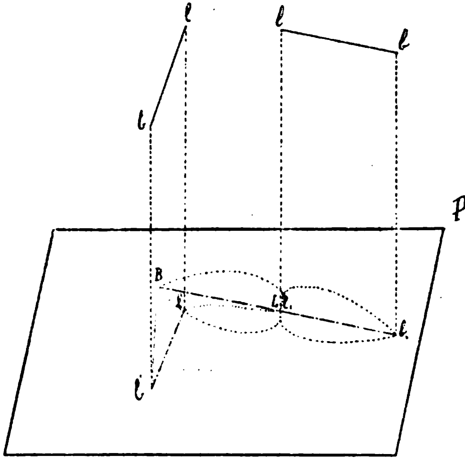


FIGURE 30. — En supposant toujours que l'axe polaire conserve une longueur constante, cette figure montre comment deux faisceaux fusiformes peuvent arriver à s'accoler par leur liber. Les pôles *l* et *b* apparus, d'abord dans les files polaires *ll'bb'*, peuvent apparaître dans des files telles, que les projections horizontales des pôles libériens et ligneux successifs engendrent les courbes *l' L.* et *b' B.*

Conclusion. — Pour conclure, il vaudrait sans doute mieux substituer au terme de marche des faisceaux, celui de *plan des faisceaux*. Le système des faisceaux n'est pas comparable à un système de ramification comme celui d'un arbre. Dans celui-ci, la différenciation apparait successivement à partir de chaque point végétatif. Ici, au contraire, la différenciation apparait simultanément sur de grandes longueurs. La marche des faisceaux dans le pétiole et dans la feuille ne peut être comparée à celle d'un système en train de se ramifier.

Elle correspond beaucoup plus à un réseau analogue à une canalisation déterminée par un ingénieur et répondant aux conditions et aux besoins locaux. L'établissement du système de canalisation dépend avant tout, de ces conditions locales.

Il peut varier avec elles, en des points différents. Ce ne sont pas des canaux qui se tracent tout seuls, analogues aux filets d'eau que l'on obtient en versant un liquide sur un plan incliné et dont le cours définitif est déterminé par les hasards de la marche de chaque filet terminal (comparable à un point végétatif). Ce sont des canaux dont le plan est déterminé à l'avance par les conditions locales. Il en est de même pour le système fasciculaire dans la plante.

CHAPITRE IV

Résumé critique et Conclusions générales

Je ne me bornerai pas à résumer d'une manière succincte, à la fin de mon travail, les résultats des recherches que j'ai exposées. J'essaierai de discuter ces résultats, tout en les résumant, et de comparer les faits nouveaux que je signale avec les autres faits connus pour en déduire, si possible, des conséquences et des conclusions ayant une portée générale.

Pour atteindre ce but, il m'a semblé nécessaire d'exposer tout d'abord le sommaire de ce chapitre, afin que le lecteur puisse, d'un coup d'œil, suivre le plan complet, dans son ensemble comme dans ses détails, et juger par là de la portée des conclusions.

Sommaire.

I. — DÉVELOPPEMENT ET DIFFÉRENCIATION.

1° Existence d'un méristème vasculaire surnuméraire dans beaucoup de pétioles;

2° Origine corticale de ce méristème ;

3° Forme et variations de ce méristème;

4° Apparition des faisceaux de procambium;

5° — Faisceaux définitifs; trois formes: fusiformes, rayonnés, concentriques;

6° Accroissement et différenciation des faisceaux de procambium, réglés par la polarité ;

7° Parenchyme non employé.

II. — Disposition et course des faisceaux.

8° Torsions, déplacements, anastomoses, groupement des faisceaux. Ce ne sont que des apparences : les faisceaux naissent tordus, déplacés, anastomosés, groupés;

9° Faisceaux fusiformes du méristème primitif: leur disposition en arc, leurs rapports avec la tige;

10° Faisceaux fusiformes du méristème surnuméraire, leurs dispositions très variées; plage de fermeture, pseudo-faisceaux concentriques inverses.

11° Faisceaux rayonnés et concentriques: marche et nombre.

III. — Les faisceaux rayonnés.

12° Fréquence et caractères;

13° Développement;

14° Pseudo-faisceaux rayonnés.

IV. — Les faisceaux concentriques.

15° Fréquence et nature;

16° Développement;

17° Pseudo-faisceaux concentriques;

18° Faisceaux hémi-concentriques.

V. — Les facteurs du développement et de la différenciation du faisceau.

19° Rôle du liber: pas de bois sans liber.

20° Lieux et directions d'accroissement et de cloisonnement;

21° Le cambium est un procambium localisé;

22° Les formes connues de faisceaux sont dues aussi aux mêmes facteurs, réglés eux-mêmes par des dimensions: grosseur, nombre, distance, polarité;

23° La disposition longitudinale des faisceaux avec ses variations (torsions, déplacements, anastomoses), est causée par les mêmes facteurs;

24° La différenciation s'effectue suivant un plan, qui dépend du lieu et de l'hérédité.

I. — Développement et Différenciation.

1° *Existence d'un méristème vasculaire surnuméraire dans beaucoup de pétioles.* — D'une manière générale une feuille à l'état très jeune comprend dans ses diverses régions : un épiderme, un méristème cortical, un méristème vasculaire. Ces tissus sont, dans la région pétiolaire, en continuité parfaite avec les tissus correspondants de la tige. Toutefois, ce méristème vasculaire, primitif et constant, n'est pas toujours le seul. Dans un grand nombre de feuilles, il en apparaît un autre un peu plus tardif qui se forme aux dépens de l'écorce.

L'un des exemples les plus frappants est donné par les pétioles où il semble exister un cylindre central en anneau complet, avec moelle au milieu. On sait combien ce type est fréquent chez les Dicotylédones, et la structure du pétiole ressemble alors singulièrement à celle d'une tige. En réalité ce n'est là qu'une apparence. L'étude du développement montre que ce prétendu cylindre central a une double origine : il comprend un arc ouvert formé tout d'abord par le méristème vasculaire primitif et une plage de fermeture supérieure formée ensuite par *un méristème supplémentaire.*

2° *Origine corticale de ce méristème.* — C'est presque toujours l'assise de l'écorce la plus interne qui seule donne naissance à ce méristème supplémentaire. Cette assise, occupe, dans le cas précédemment signalé, le fond de la gouttière du méristème primitif. Chaque cellule grandit et engendre une file corticale de cellules superposées, dans lesquelles se produisent, à tous les niveaux, des cloisons tangentielles. Il en résulte que la gouttière est rapidement comblée.

3° *Forme et variations de ce méristème.* — L'activité formatrice est maxima au centre de la gouttière, elle y engendre les plus longues files. Elle s'amoindrit de part et d'autre et devient nulle sur les bords. En coupe longitudinale, on observe aussi des degrés divers de cette activité. Nulle à la base du pétiole, où l'assise corticale ne subit aucun cloisonnement (cette

partie donnera la région engainante, toujours en arc ouvert), elle augmente rapidement à mesure qu'on s'éloigne de cette base, se maintient longtemps à un maximum (au moins dans les longs pétioles), puis s'amoindrit au voisinage du limbe et dans celui-ci. (Nervure principale et grosses nervures.)

4° *Apparition des faisceaux de procambium* (1). — C'est au milieu du méristème vasculaire, que son origine soit primitive ou qu'elle dérive d'un recloisonnement de l'écorce, que s'individualisent les faisceaux ou cordons de procambium. A cet effet les cloisonnements, au lieu de suivre l'accroissement de manière à engendrer un parenchyme à éléments isodiamétriques, s'amoindrit dans le sens transversal et augmente dans le sens longitudinal. Il en résulte des cellules étroites et longues, unies en cordons qui courent au milieu du parenchyme.

5° *Faisceaux définitifs*. — Chaque faisceau procambial, engendre un faisceau définitif. On distingue à l'état adulte trois formes de faisceaux dans la feuille et surtout dans le pétiole.

a. *Faisceaux fusiformes ;*

b. *Faisceaux rayonnés*, à contour périphérique lobé, et formés par de petits *fascicules* disposés suivant les branches d'une étoile plus ou moins complète.

c. *Faisceaux concentriques* présentant l'aspect de *couronnes* concentriques généralement continues au moins dans les régions externes.

La forme en fuseau s'aperçoit dès la phase procambiale, tandis qu'un cordon procambial cylindrique annonce toujours l'une des deux autres formes.

6° *Accroissement et différenciation des faisceaux de procambium*. — M. Gaston Bonnier a nettement établi pour les faisceaux fusiformes, lesquels représentent la forme la plus fréquente, que l'accroissement et la différenciation se produisent à partir de deux pôles diamétralement opposés entre lesquels les cellules sont disposées en arc dessinant le fuseau caractéristique. La même *règle de polarité* s'applique aux faisceaux rayonnés et aux

(1) Bertrand, n° 3.

faisceaux concentriques, avec cette particularité qu'un seul pôle ligneux correspond alors à plusieurs pôles libériens.

Nous reviendrons dans un instant sur ce développement dans le cas des faisceaux rayonnés et des faisceaux concentriques sans nous occuper davantage des faisceaux fusiformes qui ont été étudiés par d'autres auteurs.

7° *Parenchyme non employé.* — Le tissu prévasculaire non procambial, et les parties du procambium non employées à la production des files rayonnantes et du liber, gardent leur nature parenchymateuse et constituent, selon leur situation, le *péricycle, les rayons médullaires, la moelle.* Ces régions se montrant ainsi comme des restes, sont plus ou moins développées. Le *péricycle* parait exister toujours, au moins représenté par une assise, parce que le premier tube criblé n'est jamais dans l'assise procambiale la plus externe. Les *rayons* manquent toujours dans les faisceaux fusiformes. Ils manquent aussi dans l'intérieur des faisceaux concentriques, au moins pour la région libérienne la plus externe et au-delà. Au contraire ils existent toujours dans les faisceaux rayonnés. Une portion des files procambiales peut du reste concourir à former les rayons médullaires.

Dans les faisceaux-fusiformes, rayonnés et hémi-concentriques, le parenchyme situé au dos du liber et celui situé à l'opposé, au-dessus du bois, prennent souvent un épaississement et un aspect collenchymateux qui peut gagner sur les bords. Ces épaississements se conservent dans les faisceaux, même après leur passage dans la tige. Dans le cas particulier des faisceaux fusiformes, l'ensemble des revêtements collenchymateux ainsi que la région interne des rayons médullaires, engendrent la *zone péri-médullaire* du cylindre central de la tige. De telle sorte que cette zone serait à la fois formée de tissu procambial non différencié et de portions du méristème prévasculaire non procambial.

II. — Disposition et course des faisceaux.

8° *Torsions, déplacements, anastomoses.* — D'une manière générale, les torsions, les déplacements, les anastomoses, et les groupements des faisceaux ne sont que des apparences. Ceci est

particulièrement marqué pour les faisceaux fusiformes. En réalité les faisceaux *naissent* tordus, déplacés, anastomosés, groupés (voy. p. 110).

9° *Faisceaux fusiformes du méristème primitif.* — Les faisceaux fusiformes sont toujours nombreux. Ceux qui proviennent du méristème primitif sont toujours disposés en arc formant une gouttière en haut. Cette disposition primitive et simple est absolument générale. Elle permet d'établir sur une base solide *la structure vraiment bilatérale de la feuille,* conformément à ce qu'a si magistralement établi M. Van Tieghem, dans ses études sur la symétrie de structure des organes de la plante. Ce sont les seuls faisceaux qu'on peut suivre à l'intérieur de la tige, les seuls qui existent à la base des feuilles, dans le bas de la gaine, ou de la partie correspondante, de sorte que c'est dans cette région qu'il faut aller rechercher la structure fondamentale et primitive de la feuille.

10° *Faisceaux fusiformes du méristème surnuméraire.* — Les faisceaux fusiformes du méristème surnuméraire qui peuvent apparaitre ensuite, affectent des dispositions très variées. C'est à eux surtout que sont dues les variations si considérables que peut présenter la forme du système vasculaire du pétiole vu en coupe transverse. Ce sont eux qui donnent la plage de fermeture dans les pétioles où les faisceaux forment un cercle complet. Ce sont eux qui, en s'associant par leur liber, peuvent engendrer une structure anormale, rappelant les faisceaux concentriques mais avec bois externe et liber interne (pseudo-faisceaux concentriques inverses).

11° *Faisceaux rayonnés et concentriques, marche et nombre.* — Sauf aux points où se produisent des anastomoses, les faisceaux rayonnés et les faisceaux concentriques sont en général isolés au milieu d'un parenchyme ordinairement homogène. Ils sont toujours disposés en arc ouvert en haut. Les faisceaux concentriques sont généralement peu nombreux (1 à 3) : les faisceaux rayonnés peuvent être très nombreux dans les gros pétioles, comme ceux du *Brassica oleracea.*

III. — Faisceaux rayonnés.

12° *Fréquence et caractères.* — Les faisceaux rayonnés sont rares. On ne les rencontre que dans quelques Ombellifères et Crucifères à gros pétioles. Ils ont l'apparence générale d'une étoile, parce que le liber et le bois sont disposés en plages rayonnantes séparées par du parenchyme. L'étoile complète comprend ordinairement cinq branches ou fascicules ; mais elle peut être incomplète, une ou deux branches n'existant pas. Le contour externe du faisceau rayonné est toujours ondulé, chaque branche de l'étoile formant un feston arrondi. Chacune de ces branches ressemble à un faisceau fusiforme. Mais l'étude du développement montre que l'ensemble de ces prétendus faisceaux provient d'un seul cordon procambial.

Le parenchyme qui existe à la périphérie et dans lequel sont plongées les branches de l'étoile, présente du reste, à l'état adulte, des caractères bien nets : cellules petites, à parois épaissies, dont l'aspect tranche vivement avec les grandes cellules à parois minces du parenchyme environnant le faisceau. L'assise la plus interne de ces grosses cellules du parenchyme général, ne prend jamais les caractères d'un endoderme. Le collenchyme est abondant du côté de la face supérieure de l'organe, où il forme un revêtement recouvrant l'ensemble des fascicules. Il est généralement cellulosique. Le liber est formé de parenchyme et de vaisseaux. Le parenchyme est le plus souvent sérié au voisinage du cambium particulier à chaque fascicule.

Le bois comprend du parenchyme et des vaisseaux. Le parenchyme est généralement cellulosique. Les trachées ne sont jamais disposées en séries. Les plus grandes sont localisées au voisinage du cambium.

13° *Développement.* — **a.** A la périphérie du méristème, d'abord homogène, de ce cordon procambial, unique on voit tout d'abord apparaitre autant d'ilots libériens que l'étoile comprendra de branches.

b. Les cellules situées en dedans de chaque ilot libérien se mettent à croitre radialement en prenant des cloisons tangen-

tielles. Elles engendrent ainsi des files rayonnantes. Les cellules situées au même niveau, mais non en face des îlots libériens, ne subissent rien de semblable.

c. Les files de cellules rayonnantes nouvellement produites en face de chaque îlot libérien, convergent toutes vers un même centre qui coïncide plus ou moins avec le centre du faisceau procambial. En ce point précis il peut alors apparaître une ou deux trachées et dans ce cas, on n'a qu'un seul pôle ligneux opposé à plusieurs pôles libériens.

Mais il peut arriver aussi qu'il se produise autant de pôles ligneux qu'il y a de pôles libériens, parce que la première trachée apparaît, non au centre même, mais dans une des files qui vont rejoindre le liber. Même dans ce cas, on peut cependant dire qu'il existe non pas plusieurs pôles ligneux, mais un seul. Seulement ce pôle n'est pas représenté par une trachée.

Quant à la différenciation ultérieure de chaque fascicule libéroligneux, elle suit la marche habituelle, centripète pour le liber, centrifuge pour le bois ou plutôt convergente vers les pôles respectifs comme l'a établi M. G. Bonnier.

d. Il reste à expliquer la forme en festons étoilés que présente à l'état adulte le faisceau rayonné. Cette forme étoilée n'existait pas au début : le procambium formait un faisceau parfaitement circulaire, d'un diamètre beaucoup moindre que le faisceau adulte. L'accroissement radial que nous avons signalé en face des ilots libériens est la cause directe du changement. D'abord général, cet accroissement se localise à la fin en une zone étroite tout à fait comparable à un véritable cambium par sa situation et son activité formatrice entre le bois et le liber. Ce cambium a du reste un fonctionnement limité, et c'est parce qu'il n'existe pas dans les rayons que le faisceau présente le contour ondulé qui le caractérise.

14° *Pseudo-faisceaux rayonnés.* — A l'état adulte il peut exister des pseudo-faisceaux rayonnés formés par l'association de faisceaux fusiformes autour d'un même centre. Mais ils diffèrent des faisceaux rayonnés vrais en ce qu'ils proviennent de plusieurs cordons de procambium et non d'un seul. (Platanées ; base de certains pétioles de Potentilles, de *Geum*, de *Pirus*, etc.)

IV. — Faisceaux concentriques.

15° *Fréquence et caractères.* — Les faisceaux concentriques sont moins rares que les faisceaux rayonnés, mais aussi moins constants. On les rencontre dans certains pétioles *(Alchemilla, Saxifraga sarmentosa,* etc.,) ou dans des portions de pétiole, (base du pétiole de *Phlomis*; milieu du pétiole de *Liquidambar.* de *Saxifraga crassifolia*, etc.

Ils peuvent exister à un niveau moyen, et n'être représentés au-dessus et au-dessous que par des faisceaux fusiformes (*Sanguisorba Canadensis*, *Gesneria alba*, *Phlomis*, etc.). Ils peuvent exister pour certaines feuilles et pas pour d'autres sur le même individu (certaines *Alchemilles*).

Je désigne sous le nom de faisceau concentrique, un faisceau de forme circulaire qui comprend d'ordinaire cinq zones concentriques : *gaîne, zone péricyclo-libérienne, zone libérienne, zone ligneuse, moelle;* en outre, il y a souvent continuité dans chacune de ces zones, sans intercalation de rayons; *cette continuité existe toujours pour les deux zones les plus extérieures, gaine et zone péricyclo-libérienne.*

a. La gaine existe toujours; elle est souvent plissée et souvent amylifère.

b. La zone péricyclo-libérienne forme un anneau complet et homogène, dans lequel on ne peut distinguer aucune apparence ressemblant à des faisceaux fusiformes. A l'état adulte, cette région devient souvent très collenchymateuse à mesure qu'elle est comprimée par l'accroissement secondaire des tissus sous jacents.

Dans cette zone, il n'est pas toujours possible de distinguer le péricycle du liber externe, c'est pourquoi il convient de la désigner par le terme de *péricyclo-libérienne.*

c. La zone libérienne forme toujours un *anneau complet* non interrompu par des rayons médullaires au moins dans ses parties externes ; (*Robinia pseudo-acacia; Cercis siliquastrum* ; *Liquidembar*, etc.), et souvent dans toute son épaisseur (*Saxifraga, Alchemilla, Phlomis*).

d. La zone ligneuse possède toujours des éléments disposés en séries radiales. Ces séries se touchent en un cercle continu (*Alchemilla, Saxifraga crassifolia,* etc.), ou bien, elles sont séparées par des rayons formés de files parenchymateuses sériées qui entament partiellement le liber interne (*Robinia, Cercis*).

Quand ce dernier cas est réalisé, on croirait voir, au lieu d'un faisceau concentrique, un ensemble de faisceaux fusiformes, groupés autour d'un centre commun. Mais la zone péricyclo-libérienne et la gaîne restent continus ce qui empêche toute confusion.

e. La moelle du faisceau concentrique n'existe pas toujours; elle est formée d'un parenchyme à parois minces ou épaissies et généralement cellulosique.

16° *Développement.* — **a.** Un faisceau concentrique, dérive toujours d'un seul cordon de procambium. Ce cordon est cylindrique. A sa périphérie on voit apparaître une série d'îlots libériens nombreux et rapprochés. Chacun d'eux est représenté tout d'abord par un tube criblé, au-dessous et à côté duquel il en apparait de nouveaux, de sorte que les îlots se fusionnent latéralement en une couronne libérienne parfaitement continue formée de tubes criblés et de parenchyme libérien à éléments très petits.

b. Presqu'en même temps, le tissu sous-jacent produit dans toutes ses cellules de nombreux cloisonnements tangentiels et les cellules produites sont disposées en séries convergeant toutes vers le centre du cylindre procambial. Toutes les cellules prenant part à cet accroissement, il n'y a pas de rayons analogues à ceux qui se forment dans les mêmes circonstances pour les faisceaux rayonnés. Plus tard, les rayons que le faisceau pourra contenir seront dus à une non différenciation de certaines files.

c. L'apparition d'une seule trachée centrale, ou celle d'une couronne de trachées à distance de ce centre, se fait absolument comme pour les faisceaux rayonnés. La moelle des faisceaux concentriques et des faisceaux rayonnés a donc la même origine.

d. Pendant que le faisceau concentrique se développe, l'assise non procambiale, située à la périphérie, donne naissance à la gaine par un accroissement tangentiel accompagné de cloisonnements radiaux. Les assises sous-jacentes participent du reste à cet accroissement, de sorte que les faisceaux concentriques sont, à l'état adulte, entourés d'un parenchyme disposé en couronnes successives.

e. L'étude du développement et la structure anatomique nous ont révélé la parfaite analogie des stèles de la tige des Auricules, de la tige et du pétiole des Gunneres, et des faisceaux concentriques tels que nous les avons définis dans notre travail et qu'ils ont été interprêtés par de Bary, Hérail, Petit, Thouvenin, et bien d'autres encore.

Il en résulterait donc que la polystélie n'est pas une structure anormale aussi rare qu'on se l'imagine généralement, si toutefois on étend le nom de stèle aux faisceaux concentriques de la tige des Auricules, de la tige et du pétiole des Gunneres.

Mais cette extension ne serait guère logique. La stèle, proprement dite, doit, semble-t-il, être considérée comme le résultat de l'orientation en anneau de *plusieurs faisceaux* de procambium fusiformes, indépendants les uns des autres, comme ceci a lieu dans la tige. Ce terme ne peut guère s'appliquer à ce que produit un seul cordon de procambium circulaire qui se différencie, dans la suite, en cinq régions fondamentales disposées en couronne comme on le voit dans les Auricules, les Gunneres, les Alchemilles, les Saxifrages, etc.

17° *Pseudo-faisceaux concentriques.* — Il existe des pseudo-faisceaux concentriques; il sont dus à la réunion et à la coalescence latérale de faisceaux fusiformes qui se disposent en cercle. Le cylindre central d'une tige ou stèle est par suite, un pseudo-faisceau concentriques.

18° *Faisceaux hémi-concentriques.* — Dans un très grand nombre de plantes, il existe des faisceaux concentriques incomplets qu'on peut appeler hémi-concentrique.

Ce sont des faisceaux concentriques dans lesquels le bois et le liber de la région supérieure ou centrale ont avorté, mais qui possèdent toujours une gaine et un péricycle complet. Le tissu

vasculaire avorté forme une masse collenchymateuse d'un aspect tout à fait caractéristique. Quant à la forme du faisceau, elle est changée. Le plus souvent, le faisceau cylindrique s'applatit plus ou moins, et sa partie libéro-ligneuse y forme un arc dont la concavité, variable avec le niveau, est comblée par le tissu collenchymateux. Mais le faisceau hémi-concentrique naît toujours d'un cordon procambial *cylindrique* au début.

Quand on suit un faisceau concentrique dans la partie moyenne d'un pétiole, vers le bas jusque dans la tige, et vers le haut dans le limbe où il se ramifie, on voit que ce faisceau devient toujours hémi-concentrique. Il peut rester concentrique dans le limbe, dans la nervure principale, sauf aux extrémités; mais il devient toujours hémi-concentrique dans les nervures plus petites, et à la fin, se réduit à un faisceau fusiforme. Du reste le tissu collenchymateux, qui subsiste au-dessus, témoigne que ce faisceau d'apparence fusiforme, est-en réalité un faisceau hémi-concentrique très réduit.

Tous les intermédiaires existent donc entre les faisceaux concentriques et les faisceaux fusiformes. Sous quelle influence se produisent ces passages entre formes, en apparence si éloignées, c'est ce que nous allons examiner.

V. — Les facteurs du développement et de la différenciation du faisceau.

19° *Rôle du liber.* — 1° D'après ce que nous ont appris les travaux de MM. Léger et Chauveaud, le liber apparait toujours avant le bois. Ceci permettait de prévoir que la production du bois est sous la dépendance directe du liber. C'est bien ce qui a lieu, il ne se produit pas de bois, s'il n'y a pas de liber déjà formé dans le voisinage.

2° D'après les recherches de M. Bonnier, l'accroissement et la différenciation du liber et du bois s'effectuent à partir de pôles distincts symétriquement opposés.

Ces deux principes permettent de comprendre facilement comment un même faisceau peut se transformer, être concentrique à un niveau, devenir hémi-concentrique un peu plus loin, et à la fin tout à fait fusiforme.

D'après ce qui précède, le liber est l'agent formateur sous l'influence duquel se produit l'accroissement du procambium en files rayonnantes et ensuite la différenciation du bois à l'intérieur de ces files. Il provoque l'accroissement et le détermine en grandeur et en direction. Il provoque aussi la différenciation du bois à une distance déterminée.

Si le liber est trop mince il ne provoque qu'un accroissement faible ; les files sont courtes et la différenciation ultérieure ne se produit pas ; elle est remplacée par une collenchymatisation qui atteint toutes les cellules qui auraient dû donner du bois et même du mince liber primitif: c'est ce qui arrive pour les faisceaux hémi-concentriques. Lorsque le liber n'existe que d'un seul côté, le bois ne se forme aussi que de ce côté. Toutefois le bois lui-même peut manquer : il peut exister du liber sans bois, de sorte que le bois parait être fonction du liber, et non le liber fonction du bois.

20° *Lieux et directions d'accroissement et de cloisonnement.* — Les lieux et directions d'accroissement et de cloisonnement sont les différences essentielles qui permettent d'établir de très bonne heure des distinctions au milieu des tissus primitifs. Dans la feuille on reconnaît à ce point de vue les variations suivantes :

a. Méristèmes primordiaux. — Accroissement purement tangentiel et longitudinal avec cloisons perpendiculaires (méristèmes épidermiques et cortical) ; au-dessous, accroissement dans toutes les directions (méristème prévasculaire).

b. Méristème procambial. — Apparition des faisceaux de procambium dans le méristème prévasculaire par cloisonnements transverses amoindris et cloisonnements longitudinaux augmentés, engendrant des faisceaux de cellules longues, noyés au sein du reste du parenchyme prévasculaire à éléments toujours isodiamétriques.

c. Files rayonnantes. — Localisation et orientation convergente de l'accroissement transverse dans le procambium à partir des premiers tubes criblés apparus : d'où production de files rayonnantes ou convergentes vers le pôle libérien d'abord, puis aussi vers le pôle ligneux ; accroissement accompagné de cloisonnements tangentiels dans toutes les cellules de chaque file.

d. PLAGE CAMBIALE. — Localisation de cet accroissement radialdans les cellules situées au contact du liber, d'où résulte une plage qui n'est autre chose qu'un cambium (temporaire dans la feuille).

21° *Le cambium est un procambium localisé.* Durant les périodes 1, 2 et 3, l'accroissement longitudinal suit son évolution. Faible d'abord, maximum bientôt, il redevient faible et s'arrête au début de la période 4, au moment où les premiers vaisseaux du bois sont formés; au contraire l'accroissement tangentiel ne fait qu'augmenter; mais en général il se localise, d'abord au début sans s'orienter, en formant des cordons de procambium; puis il s'y oriente après l'apparition du liber et enfin se localise en une plage cambiale après que le bois est aussi apparu.

Il y a donc passage insensible de la période primaire à la période secondaire; le *cambium n'est qu'un procambium qui persiste entre le bois et le liber.*

22° *Les formes connues de faisceaux sont dues aussi aux mêmes facteurs.* Les différents types de faisceaux dont nous avons indiqué la structure, doivent aussi cette structure à des phénomènes de localisation et de direction d'accroissement; mais ici tout dépend d'une part, de la grosseur des faisceaux de procambium, d'autre part, du nombre, de la distance et de la disposition des pôles libériens qui apparaissent à la périphérie de ce procambium.

A. Généralement des faisceaux fusiformes de procambium donnent naissance à un seul pôle libérien à situation excentrique. A partir de ce pôle on voit apparaître des files radiales convergentes vers le futur pôle ligneux; c'est un faisceau fusiforme ordinaire qui est engendré.

B. Des faisceaux circulaires de procambium acquièrent à leur périphérie plusieurs pôles libériens. Les files procambiales qui se produisent à partir de ces pôles rayonnent toutes vers le centre des faisceaux, alors, deux cas peuvent se produire :

b. *Les pôles libériens sont assez rapprochés les uns des autres :* il en résulte que tout le parenchyme procambial se transforme

en files rayonnantes, dont les parties externes au moins, donneront un anneau de liber continu sans rayons interposés; c'est un faisceau concentrique qui est ainsi engendré.

b'. *Les pôles libériens sont distants les uns des autres: il en* résulte que tout le parenchyme procambial ne se transforme pas en files rayonnantes. Celles-ci forment des fascicules séparés par des rayons. Le liber et le bois ne se formeront qu'à l'intérieur de ces fascicules: c'est un faisceau rayonné qui est ainsi engendré.

23° *La disposition longitudinale des faisceaux avec ses variations (torsions, déplacements et anastomoses) est causée par les mêmes facteurs.* — En particulier pour les faisceaux fusiformes les pôles apparaissent ordinairement opposés deux à deux: un pôle libérien en face d'un pôle ligneux, au sein du méristème prévasculaire. Nous ne savons pas quelles sont les causes primitives qui déterminent l'apparition de ces pôles en des points déterminés; mais il semble bien évident que toutes les parties du méristème prévasculaire, seraient en principe capables de donner naissance à des pôles libériens ou ligneux. On conçoit dès lors qu'une ligne polaire, c'est-à-dire la séries des pôles successifs d'un même faisceau, pris à différents niveaux, pourra se maintenir constamment dans la même file longitudinale de cellules. Mais on conçoit aussi que cette ligne pourra subir des déplacements à droite ou à gauche, par exemple en abandonnant la file cellulaire où ils existaient, pour occuper une autre file un peu plus haut.

Ces déplacements de la ligne des pôles expliquent la marche, la rotation et les anastomoses des faisceaux.

Un faisceau n'est pas tordu: *il naît tordu.* Un faisceau ne se rapproche pas d'un autre faisceau, *il naît rapproché.* Nous pouvons ainsi nous expliquer les divers cas que présente la course des faisceaux à l'intérieur du pétiole

24° *La différenciation s'effectue suivant un plan qui dépend du lieu et de l'hérédité.* D'une manière générale les organes se différencient suivant un plan. Ce plan par quoi est-il déterminé? Peut-on dire, dans le cas de la tige et de la feuille qu'il appartient à ce qui existe de la tige et de la feuille

à l'état jeune? Nous n'en savons rien. Nous savons seulement qu'il dépend d'une hérédité profonde en même temps que de conditions physiologiques locales et générales pouvant parfois gêner l'hérédité. Ce sont ces conditions qui, non seulement règlent la multiplication des cellules, dès le début, suivant un plan déterminé; mais qui règlent encore la différenciation chimique. Ce sont ces conditions qui ont seules, l'existence indépendante, et grâce auxquelles l'organe appelé feuille, ou l'organe appelé tige, est modelé depuis son origine jusqu'à l'état adulte. A ce titre la feuille et la tige, avec leur forme, leur grandeur et leur structure représentent, en quelque sorte, le symbole ou si l'on veut, l'empreinte de l'hérédité et des conditions physiologiques qui seules avaient une existence indépendante.

INDEX

1. Acqua............. — Sulla distribuzione dei fasci fibrovascolari nel loro decorso dal fusto allo foglia. (Annuario del R. Instituto bot. di Roma, anno III, fasc. 1, Milano 1887.)

2. Bary (de)........... — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig, 1877.

3. Bertrand........... — Théorie du faisceau. (Bull. sc. du dép. du Nord, 2e série, 3e année, 1880.)

4. Bonnier.... .... — *a*. Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la racine et la tige. C. R. Acad. Sc. Ann. 1900; t. 121, p. 781.

— — *b*. Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. C. R. Acad. Sc. ann. 1900; t. p. 1276.

5. Borzi...... ...... — Contribuzione alla conoscenze dei fasci bicollaterali delle Crocifère, in Malpighia, V, 1892, p. 316-331.

6. Bouygues........... — *a*. Sur la polystélie du pétiole du genre *Alchemilla*. Extrait des Procès-verbaux de la Société linnéenne de Bordeaux. T. LV, 7 mars 1900.

— — *b*. Sur la polystélie partielle du pétiole de *Sanguisorba Canadensis*. Extrait des Procès-verbaux de la Société linnéenne de Bordeaux. T. LV, 4 juillet 1900.

— — *c*. Contribution à l'étude de l'origine et du développement de la polystélie dans le pétiole. Extrait des Procès-verbaux de la Société linnéenne de Bordeaux. T. LV, 6 février 1901.

6. Bouygues .... — *d.* Sur l'origine corticale de certains méristèmes vasculaires dans le pétiole. Extrait des Procès-verbaux de la Société linnéenne de Bordeaux. T. LV, 6 mars 1901.

— — *e.* Sur l'origine et la différenciation des méristèmes vasculaires du pétiole. C. R. Acad. Sc., 17 février 1902.

7. Briquet. .... — Quelques points de l'anatomie des Crucifères, in Atti del congresso bot. internaz., Genua, 1892, p. 180.

8. Brongniart......... — Recherches sur la structure et la jonction des feuilles, Ann. Sc. nat., 1e série, t. XXI, 1830.

9. de Candolle........ — Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones, Mémoire de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève, t. XXVI, 1879.

— — Théorie de la feuille, Archives des Sciences physiques et naturelles de Genève, 1868.

10. A. Chatin.......... — Anatomie comparée des végétaux, 1856-1870.

— — Étude sur les Valérianées, etc. Thèse. Paris, 1871.

— — Sur le nombre et la symétrie des faisceaux libéro-ligneux du pétiole dans leurs rapports avec le perfectionnement des espèces végétales, Bull. de la Soc. bot. de France t. XLIV, 3e série, t. IV, 1897.

11. Chauveaud.......... — Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans les racines des Dicotylédones. Ann. Sc. nat., 1900, 8e série, t. XII.

12. Chodat............ — Contribution à l'étude des anomalies du bois, Actes du Congrès de botan. de Gènes, 1892.

13. Courchet........... — Étude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies que présentent leurs organes végétatifs, Ann. Sc. nat., bot., 6e série, t. XVII, p. 107.

14. Dangeard et Barbé. — La Polystélie dans le G. Pinguicula, B. S. B. Fr., t. IX, 1887.

15. Debray............. — Étude comparative des caractères anatomiques et du parcours des faisceaux fibro-vasculaires des Pipéracées. Paris, 1886.

16. Flot .... — Sur l'origine commune des tissus dans la feuille et dans la tige des Phanérogames. C. R. Acad. Sc. 1900, p. 1319.

17. Fournier........... — Recherches anatomiques et taxinomiques sur la famille des Crucifères. Paris, 1866.

18. Franchet........... — a. Les Primula du Yun-Nan. Bull. de la Soc. bot., XXXII, p. 264, 1885.

— -- b. Nouveaux Primula de la Chine et du Thibet. Bull. de la Soc. bot., XXXIII, p. 61. 1886.

19. Frank......... .... — Ein Beitrag zur Kenntniss der Gefässbündel Botanische Zeitung, 1864.

20. Gaudichaud......... — Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux, Mémoires de l'Académie des sciences des savants étrangers. Paris, 1841.

21. Gérard............. — Structure des Pomacées Thèse d'Agreg, 1884.

22. Gidon............. . — Essai sur l'organisation générale du développement de l'appareil conducteur dans la tige et dans la feuille des Nyctagynées. Th. Doc. sc. 1900.

23. Grew.............. — The Anatomy of Plants, 1675, trad. française.

24. J. Hanstein.... .... — a. De la connexion qui existe entre la disposition des feuilles et la structure de la zone ligneuse des Dicotylédones. Ann. Sc. nat. 4e série, t. VIII. Paris, 1857.

— -- b. Ueber den Zusammenhang der Blattstellung und dem Bau des dycotylen Holzringer. Pringsh. Jahr. I, 1858.

— — c. Ueber die Terbindung, Monastsber. d. k. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1857.

25. Hérail. .... — Recherches sur l'anatomie comparée des tiges chez les Dicotylédones. Ann. des Sc. nat. bot., 7e série, t. II, 1888.

26. Kamienski...... ... — a. Zur vergleichende Anatomie der Primeln. Inaug. Dissertation, Strasbourg, 1875.

— — b. Vergleichende Anatomie der Primulaceen. Abhandt. der naturf. Gesellschaft zu Halle, XIV, 1878.

27. DE LANESSAN......... — Observations sur la disposition des faisceaux fibro-vasculaires dans les feuilles. C. R. Acad. Sc., 1874, t. LXXVIII.

28. LÉGER.............. — Recherches sur l'origine et les transformations des éléments libériens. Mémoire de la Société linnéenne de Normandie, vol. XIX, fasc. I. Caen, 1897.

29. LIGNIER............. — *a*. Recherches sur les massifs libéro-ligneux de la tige des Calycanthées. Bull. Soc. bot. de France, t. XXXI, 2e série, t. VI, 1884.

— — *b*. Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées. Arch. scient. du Nord de la France, année 1886, paru en 1887.

— — *c*. De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames. Ibid., 4e série, vol. II, 1889.

— — *d*. De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et les contacts de ses faisceaux libéro-ligneux. Bull. de la Soc. linnéenne de Normandie, 4e série, vol. II, 1889.

30. LOTAR.............. — Anatomie comparée des organes végétatifs et des téguments séminaux des Cucurbitacées. Lille, 1880.

31. MARIÉ.............. — Recherches sur la structure des Renonculacées. Paris, 1884.

32. MÖBIUS................ — Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit centrale Phlœm und peripherischen Xylen. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch, V. 1887.

33. NÆGELI............. — Das Wachsthum des Stammes un der Wurzel bei den Gefasspflanzen und die Anordnung der Gefasstränge in Stengel. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Leipzig, 1838.

34. PETERSEN.......... — Ueber das Auftreten biccolateraler Gefässbündel, etc. Engler's Jahresbericht, 1882.

35. Petit............... — a. Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie. Thèse Doc. Sc. nat. 1887.

— — b. Nouvelles recherches sur le pétiole des Phanérogames. Actes de la Société linnéenne de Bordeaux, 1889, p. 11.

36. Pfuhl............... — Anatomie der Gattung Brassica, Sinapis, Raphanus und Raphanistrum, Diss., Giessen u. Posen, 1878.

37. Pitard........... — Sur quelques axes à structure polystélique. Extrait des Procès-verbaux de la Société linnéenne de Bordeaux, 1898.

38. Plitt............... — Blattstiel der Dicotyledone. Disser. Marburg, 1886.

39. Prunet............ — Recherches anatomiques et physiologiques sur les nœuds et entre-nœuds de la tige des Dicotylédones. Paris, Th. doct. sc., 1891.

40. Sanio.............. — Ueber endogene Gefässbündelbildung. Botan. Zeit., 1864.

41. Sonntag............ — Sur la durée de l'accroissement terminal et développement des feuilles. Bull. Soc. bot., 1888, p. 184.

42. Trécul............. — a. Des vaisseaux propres dans les Aroïdées. C. R. 1866, t. LXII.

— — b. Structure anormale dans quelques végétaux et en particulier dans les racines du Myrrhis odorata. C. R. 1866, t. LXIII.

— — c. Des vaisseaux propres chez les Ombellifères. Ann. Sc. nat., 5e série, t. VI, 1866.

— — d. Des vaisseaux propres chez les Araliacées. Ann. Sc. nat., 5e série, t. VII, 1867.

— — e. Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens. Ann. sc. nat., 6e série, t. XII, 1889.

43. Thouvenin........... — Recherches sur la structure des Saxifragées. Ann. Sc. nat., 7e série, t. XII, 1890.

44. Van Tieghem........ — a. Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Ann. sc. nat., 5e série, t. XIII, 1871.

44. Van Tieghem....... — *b.* Traité de botanique.

— et Douliot — *c.* Sur la polystélie. Ann. sc. nat., 7e série, t. IV, 1886.

45. Vesque .... — Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des Capparées. Ann. sc. nat., 6e série, t. XIII, 1882.

46. Weiss.............. — Sitzungsbericht der botanisches. Vereines in München, 19 mai 1883.

47. J. E. Wess.......... — Ueber das Verhältniss der marckstandigen Gefässbündelsystem einiger Dicotylen zu den Blattspuren. Sitzber, d. bot. ver. München, 1882; Flora, 1883.

TABLE DES MATIÈRES

A

B

C

CHAPITRE IV

